DIE ACROSTICHEEN UND IHRE STELLUNG IM SYSTEM DER FARNE

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der

philosophischen Fakultät Sektion II der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von

Eva Schumann geb. Feine
aus Dresden

am 17. August 1914

Jena
Gustav Fischer
1915

DIE ACROSTICHEEN UND IHRE STELLUNG IM SYSTEM DER FARNE

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der

philosophischen Fakultät Sektion II der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von

Eva Schumann geb. Feine
aus Dresden

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

am 17. August 1914

Jena
Gustav Fischer
1915

Separatabdruck aus: „Flora“ oder: Allgemeine botanische Zeitung.
Neue Folge. Achter Band. (Der ganzen Reihe 108. Band.) Heft 1.
Herausgeber Prof. Dr. K. Goebel in München.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Als Acrosticheen wird die Tribus der Polypodiaceen bezeichnet, deren Sporangien weder in Soris angeordnet sind noch den Nerven folgen, sondern die gesamte Unterseite der fertilen Blätter bedecken. Auf Grund dieses Merkmales sind nach oberflächlicher Betrachtung viele Arten zu den Acrosticheen gerechnet worden, die nicht hingehören. Bei flüchtigem Hinsehen zeigen die Arten der verschiedensten Familien „die Unterseite gleichmäßig mit Sporangien bedeckt", und erst mikroskopische Untersuchung zeigt, daß wirkliche Sori vorhanden sind, die nur durch ihre gedrängte Stellung und die sich ausbreitenden reifenden Sporangien den Anschein einer kontinuierlichen Sporangienmasse erwecken. Der nicht seltene Artenname „acrostichoides" legt schon dafür Zeugnis ab, ebenso wie die Häufigkeit von „Acrostichum" als Synonym.

Vor Linné ist der Name Acrostichum schon von verschiedenen Autoren gebraucht worden; Linné erklärt ihn in der Philosophia botanica als aus *ἄκρος* = summus und *στίχος* = ordo zusammengezogen. Sein Acrostichum ist das heutige Asplenium septentrionale, das den Namen wahrscheinlich wegen der Fruktifikation an der Spitze erhalten hat. Kaulfuss meint, daß Linnés Erklärung auf einem Irrtum beruhen müsse (in einer Notiz in der Flora aus dem Jahre 1822); Christ hingegen nimmt an, daß das ursprüngliche Acrostichum Linnés die heutige Hymenolepis ist „mit einer Fruchtähre an der Spitze"; eine ganz ähnliche Erklärung gibt Beddome: akros = highest; stichos = order; fructification at the top of the frond. Wie dem auch sei, von Anfang an ist für Linné das Charakteristikum für Acrostichum die von Sporangien bedeckte Blattfläche[1]). So heißt es 1738 in den Classes Plantarum seu Systemata Plantarum für Acrostichum: macula totam

1) Wenn sich dies Merkmal auch für das erste Acrostichum, das jetzige Asplenium septentrionale, als ein Irrtum erwies.

superficiem tegens. In der zweiten Auflage der Genera plantarum von 1742 ist für Acrostichum das Synonym Ruta Muraria Tournef. angegeben, und als Charakter: Fructificationes per totum discum pronum folii accumulatae in unum acervum. In den Amoenitates academicae findet sich eine Dissertatio de Acrosticho. Als Genuscharakter wird angegeben: fructificationes totum folii discum tegentes; während sich aber in den Genera plantarum keinerlei Unterabteilung findet, beschreibt Linnés Schüler 16 Spezies, von denen eine (Nr. 4) dem Asplenium septentrionale entspricht, eine dem heutigen Acrostichum aureum (Nr. 11). Die übrigen Arten stehen heute bei Gymnogramme, Schizaea, Niphobolus, Polypodium, Drymoglossum, Asplenium. Auf die Genera Elaphoglossum, Anetium, Leptochilus, Platycerium, Stenosemia, Polypodium, Polybotrya, Notholaena, Stenochlaena, Blechnum, Acrostichum, Trismeria, Gymnogramme, Ceropteris und Pellaea verteilen sich die Spezies von Acrostichum bei Schkuhr, Kryptogamische Gewächse 1804 und Olaf Swartz, Synopsis Filicum 1806. Auf diese Autoren stützen sich zum Teil auch Willdenow und Sprengel bei ihren Bearbeitungen Linnéscher Werke. Im Jahre 1824 erschien die Enumeratio Filicum von Kaulfuss, welcher als erster versucht, einige Arten abzutrennen, z. B. das Acr. quercifolium und Acr. sorbifolium „ob primas fertiles mutatas lineares, lineasque fructificantes angustissimas". Außerdem stellt er die Gattung Leptochilus auf mit folgendem Charakter: Sori lineares continui inter costam et marginem frondis diversae. Indusia gemina angustissima; alterum marginale, alterum e costa ortum, marginibus conniventia (λεπτοχειλος = via angusta); als einzige Art führt er Lept. axillare an; (das aus der Hauptader entspringende Indusium muß wohl auf einem Beobachtungsfehler beruhen). Die Acrosticheen als Tribus wurden 1826 von Gaudichaud aufgestellt im botanischen Teil der „Voyage de l'Uranie" und umfaßten damals die Genera Acrostichum, Polybotrya, Olfersia und Neuroplatyceros. Wie sich die von Presl, Fée, Mettenius, Hooker, Hooker & Baker, Beddome, Christ, Diels, Alderwerelt als Acrosticheen beschriebenen Farne verteilen, zeigt die Tabelle, pag. 5. Auf die grundlegende Arbeit Fée's soll etwas näher eingegangen werden. 1844—1845 erschien die „Histoire des Acrostichées" als zweites Mémoire der „Memoires sur la famille des fougères". Bei der Einteilung wendet Fée hier die Grundsätze an, die er im ersten Mémoire „Examen des bases adoptées dans la classification des fougères et en particulier de la nervation" aufgestellt hatte. Für die Unterordnungen ist demnach maßgebend: Lieu d'élection de la puissance prolifique, absence ou présence d'indusium ou de theca, disposition

des sporothèces. Das führt für die Acrosticheen zu folgenden Merkmalen: vis prolifica cuticularis universalis, sporangiis nudis, ataxice creberrimis, superficialibus. Von den Genusmerkmalen kommen für die Acrosticheen in Betracht: Nervation; monotaxie ou diplotaxie des frondes; homomorphie ou hétéromorphie des frondes. Auf Grund dieser Merkmale, besonders der Aderung, erhält er folgende 18 Arten:

Name nach Fée		Jetziger Name nach dem Index Filicum
1. Acrostichum	=	Elaphoglossum
2. Lomariopsis	=	Stenochlaena
3. Polybotrya	=	Polybotrya
4. Rhipidopteris	=	Elaphoglossum
5. Aconiopteris	=	Elaphoglossum
6. Olfersia	=	Polybotrya
7. Soromanes	=	Polybotrya serratifolia
8. Stenosemia	=	Stenosemia
9. Gymnopteris	=	Leptochilus
10. Leptochilus	=	Leptochilus
11. Cheilolepton	=	Leptochilus lomarioides
12. Neurocallis		
praestantissima	=	Acrostichum
N. Requiniana	=	Platytaenia
13. Hymenodium	=	Elaphoglossum
14. Heteroneuron	=	Leptochilus
15. Anetium	=	Anetium
16. Chrysodium	=	Acrostichum aureum
17. Photinopteris	=	Photinopteris
18. Neuroplatyceros	=	Platycerium

Nicht ohne Bedenken nimmt er Lomariopsis (= Stenochlaena)[1]) unter den Acrosticheen auf wegen der großen habituellen Ähnlichkeit mit Lomaria (= Blechnum); doch entscheidet schließlich der Mangel eines Indusiums für die Acrosticheen. Ähnlich ists bei Anetium, wo die „vis prolifica cuticularis universalis" den Sieg davonträgt über die habituelle Übereinstimmung mit Antrophyum. Bei Photinopteris läßt er das Vorhandensein eines Indusiums in Zweifel und damit die Stellung des Farns zu Lomaria (= Blechnum); auf die Ähnlichkeit des Habitus, speziell der Aderung, von Photinopteris mit der von Hymenolepis, Psygmium elegans (= Polypodium Meyenianum) und Dryostachium

1) Die innerhalb der Klammern stehenden Bezeichnungen sind die des Index Filicum.

weist er hin. Für Chrysodium, das heutige Acrostichum aureum, gibt er die Merkmale der Gattung an, behält aber den Namen Acrostichum für das heutige Genus Elaphoglossum, weil er sonst die Synonymie „gänzlich umstürzen" müsse; er gibt aber an, daß von den in den „Amoenitates" Linnés als Acrostichum beschriebenen 18 Arten sein „Chrysodium" das einzige sei, das beibehalten worden ist. Das heutige Acrostichum praestantissimum, eine Abart von Acr. aureum, und die heutige Platytaenia faßt er zu dem Genus Neurocallis zusammen auf Grund der hexagonalen Adernmaschen und der Diplotaxie und Heteromorphie der Blätter.

In den neueren Arbeiten über Farnsystematik zeigt sich das Bestreben, die Acrosticheen aufzuteilen; so hat Christ in seinen „Farnkräutern der Erde" 1897 nur noch die Genera Elaphoglossum, Lomariopsis (= Stenochlaena), Polybotrya, Rhipidopteris, Microstaphyla, Chrysodium (= Acrostichum), Gymnopteris (= Leptochilus) und Stenosemia, von denen er später in der „Monographie des Genus Elaphoglossum" 1899 Rhipidopteris und Microstaphyla sowie das Acrostichum crinitum zu Elaphoglossum zieht, so daß nur die Genera Elaphoglossum, Lomariopsis, Polybotrya, Chrysodium und Gymnopteris übrigbleiben. In einer Notiz in der Revue horticole 1912, pag. 51 nennt er das Genus Acrostichum „un genre qu'il faut démembrer absolument, attendu qu'il y a là, réunis d'une manière artificielle, des groupes terriblement hétéroclites unis, invita Minerva, par le seul charactère de sporanges en masse compacte et sans indusie". Er schlägt dann einige Abtrennungen vor, die — z. B. bei Diels — schon erfolgt sind, wenn dieser die betreffenden Arten auch nicht gerade immer an die von Christ vorgeschlagene Stelle setzt.

In den „natürlichen Pflanzenfamilien" 1902 teilt Diels die Acrosticheen in die Acrostichinae mit den Genera Rhipidopteris, Elaphoglossum und Acrostichum (dieses mit den zwei Spezies Acrostichum aureum und Acr. praestantissimum) und die Platyceriinae mit Platycerium und Cheiropleuria ein. Er trennt also im Gegensatz zu Christ Stenochlaena, Polybotrya, Leptochilus und Stenosemia von den Acrosticheen los und stellt die erste zu den Asplenieae — Blechninae, die letzten zu den Aspidieae-Aspidiinae.

Die Tabelle gibt eine Übersicht über die seit Schkuhr als Acrosticheen beschriebenen Farne mit der Bezeichnung des Index Filicum. Bei Trismeria, Notholaena, Gymnogramme, Ceropteris, Pellea, Blechnum und Neurosoria stehen die Sporangien auf den Adern, bei Cyclophorus und Polypodium in runden Soris. In beiden Fällen kann durch

Zusammenstellung aller als Acrosticheen beschriebenen Formen (Bezeichnung nach dem I. F.).

Elaphoglossum .	Schk.	Sw.	Willd.	Kaulf.	Gaud.	Spr.	Pr.	Fée	Met.	Hk.	Hk. & B.	Bed.	Christ	Diels	Ald.
Platycerium . .	Schk.	Sw.	Willd.		Gaud.	Spr.	Pr.	Fée				Bed.		Diels	Ald.
Leptochilus . .	Schk.	Sw.	Willd.	Kaulf.	Gaud.	Spr.	Pr.	Fée	Met.	Hk.	Hk. & B.	Bed.	Christ		Ald.
Acrostichum . .	Schk.	Sw.	Willd.	Kaulf.	Gaud.	Spr.	Pr.	Fée	Met.	Hk.	Hk. & B.	Bed.	Christ	Diels	Ald.
Trismeria . . .	Schk.	Sw.	Willd.												
Notholaena . .	Schk.	Sw.	Willd.												
Gymnogramme .	Schk.	Sw.	Willd.			Spr.									
Ceropteris . . .	Schk.	Sw.	Willd.												
Anetium . . .		Sw.	Willd.			Spr.		Fée	Met.						
Stenosemia . .		Sw.	Willd.			Spr.	Pr.	Fée	Met.	Hk.	Hk. & B.		Christ		Ald.
Pellea		Sw.	Willd.												
Cyclophorus . .			Willd.			Spr.	Pr.								
Polypodium . .			Willd.												
Polybotrya . .			Willd.		Gaud.	Spr.	Pr.	Fée	Met.	Hk.	Hk. & B.	Bed.	Christ		Ald.
Stenochlaena . .			Willd.					Fée	Met.	Hk.	Hk. & B.	Bed.	Christ		Ald.
Blechnum . . .			Willd.												
Platytaenia . .					Gaud.		Pr.	Fée		Hk.	Hk. & B.				Ald.
Neurosoria . .						Spr.				Hk.					
Photinopteris . .								Fée	Met.	Hk.	Hk. & B.	Bed.			Ald.
Dryostachium .									Met.	Hk.	Hk. & B.	Bed.			Ald.
Hymenolepis . .										Hk.	Hk. & B.	Bed.			Ald.
Trachypteris . .										Hk.	Hk. & B		Christ	Diels	
Cheiropleuria. .										Hk.	Hk. & B.			Diels	Ald.

Schk. = Schkuhr, Kryptogamische Gewächse, 1804. Sw. = Swartz, Synopsis Filicum, 1806. Willd. = Linné, Species Plantarum, 4. Aufl., Willdenow 1810. Kaulf. = Kaulfuß, Enumeratio Filicum, 1824. Gaud. = Gaudichaud, Voyage de l'Uranie, 1826. Spr. = Linné, Systema Vegetabilium, 16. Aufl., ed. Sprengel, 1827. Pr. = Presl, Tentamen Pteridographiae, 1836. Fée = Fée, Histoire des Acrostichées, 1844—1845. Met. = Mettenius, Filices Horti Lipsiensis, 1856. Hk. = Hooker, Species Filicum, 1864. Hk. & B. = Hooker & Baker, Synopsis Filicum, 1883. Bed.[1]) = Beddome, Ferns of British India, 1883. Christ = Christ, Farnkräuter der Erde, 1897. Diels = Diels, Farne in Engler-Prantls Natürlichen Pflanzenfamilien, 1902. Ald.[1]) = Alderwerelt van Rosenburgh, Malayan Ferns, 1909.

1) Behandeln nur Florengebiete.

dichte Sori im reifen Stadium der Anschein einer kontinuierlichen Sporenmasse erweckt werden. Nicht so bei Anetium. Hier stehen die Sporangien in einzelnen Gruppen spärlich auf der Unterseite des Blattes verteilt; nur die Tatsache, daß diese Gruppen sowohl über den Adern als auch auf dem dazwischen liegenden Parenchym sich finden, hat so gewissenhafte Beobachter wie Fée und Mettenius dazu veranlaßt, die Pflanze doch zu den Acrosticheen zu stellen; Fée[1]) sieht sie mit Kunze als eine Übergangsform zwischen Acrostichum (= Elaphoglossum) und Microsorium (= Polypodium punctatum) an. Hooker stellt Anetium zu Hemionitis und muß ihm zuliebe die Charakteristik für Hemionitis erweitern: Sori linear, elongated, mostly superficial, uniformly anastomosing always on the veins and sometimes sparcely scattered in the areoles; diese Zusammenstellung erscheint sehr künstlich, zumal da Anetium auch habituell mit Hemionitis keineswegs so auffällig übereinstimmt wie mit Antrophyum. Wenigstens in Herbarium-Exemplaren sind die sterilen Blätter von gewissen Antrophyumarten, wie z. B. A. brasilianum, A. Cayennense, A. semicostatum, von Anetium kaum zu unterscheiden. Anatomische Untersuchung zeigt überdies, daß Anetium die für die Vittarieen charakteristischen Spicularzellen in der Epidermis hat (hier mag beiläufig erwähnt werden, daß sich typische Spicularzellen bei Adiantum macrophyllum finden) — eine Tatsache, die die Stellung dieses Farns, die ihm Goebel neben Antrophyum unter den Vittarieen anweist, rechtfertigt. An dieser Stelle steht er auch bei Christ und Diels. Es sei hier hingewiesen auf die einigermaßen irreführenden Abbildungen dieser beiden Autoren (bei Christ nach Martius' Flora Brasiliensis), zumal da, wo es sich um Vergrößerungen eines Teils der fertilen Blattfläche handelt; es erweckt nämlich den Anschein, als ob die Sporangien im Verhältnis zu den Maschen des Adernetzes ziemlich groß seien und diese zu einem beträchtlichen Teil ausfüllten, während in Wirklichkeit nicht nur die einzelnen Sporangien außergewöhnlich klein sind, sondern auch die Sori, aus nur wenigen Sporangien bestehend, sehr spärlich in den Adermaschen stehen. Entfernt man die Sporangien, so zeigt sich, daß sie beschränkt sind auf deutlich umschriebene Stellen der Epidermis; diese kommen dadurch zustande, daß sich mehrere (eine bis vier) Epidermiszellen zunächst parallel zur Oberfläche teilen, worauf zahlreiche Teilungen senkrecht zur Oberfläche in der oberen Zellschicht stattfinden, so daß ein Gebiet

1) Histoire des Acrostichées, pag. 22.

auffallend kleiner Zellen entsteht[1]). Einige dieser kleinen Zellen wiederum sind besonders plasmareich; ob gerade diesen die Sporangienstiele aufsitzen, konnte wegen des ungenügenden Herbariummaterials nicht genau festgestellt werden. Die Abbildung, Fig. 1, soll vor allem das Größen- und Mengenverhältnis zwischen den Sporangiengruppen und einer Adermasche veranschaulichen; es ist eine halbe solche Masche gezeichnet.

Fig. 1. Anetium citrifolium. Unterseite eines fertilen Blattes. *S* Spikularzelle. Vergr. ca. 30 : 1.

Von den anderen in der Tabelle aufgeführten Gattungen und Arten stellen Elaphoglossum und Platycerium fest abgegrenzte Genera dar, die in besonderen Monographien[2]) ausführlich beschrieben worden sind. Die übrigen genauer zu untersuchen, besonders wo dies an lebendem Material möglich war, die Stellung der Sporangien entwicklungsgeschichtlich und an Mittelformen zwischen sterilen und fertilen Blättern zu prüfen, war der Zweck der vorliegenden Arbeit.

An lebendem Material aus den Gewächshäusern des botanischen Gartens in München konnten untersucht werden:

1) Eine richtige Abbildung dieser Verhältnisse findet sich bei Dunzinger, „Morphologie und Anatomie der Genera Hemionitis, Gymnogramme und Jamesonia".

2) Christ, Monographie des Genus Elaphoglossum, 1899. — Straszewski, Die Farngattung Platycerium; in diesem Band der „Flora" (Bd. CVIII).

Acrostichum aureum
Leptochilus cuspidatus
„ heteroclitus
„ zeylanicus
„ decurrens var. Rasamalae
Stenochlaena tenuifolia
Stenosemia aurita

überdies eine Leptochilusart, die wegen Sterilität nicht genau bestimmt werden konnte, aber jedenfalls, wenn nicht identisch, so doch nahe verwandt mit Leptochilus guianensis ist. Andere Leptochilusarten, sowie mehrere Polybotryen, Photinopteris, Dryostachyum, Cheiropleuria, Platytaenia und Hymenolepis wurden an Material aus dem Münchener und dem Berliner Herbarium untersucht.

Acrostichum aureum.

Diese Pflanze steht, auch schon ihrem äußeren Habitus nach, vollständig isoliert unter den „Acrosticheen". Es ist ein Farn von buschähnlichem Wuchs mit aufrechtem kurzem Stamm, an dem die mächtigen Blattwedel, die bis 3 m lang werden, gedrängt entspringen. Die fertilen Fiedern, die den sterilen gegenüber kaum zusammengezogen erscheinen, und die Spitze der Wedel einnehmen, sind auf der Unterseite dicht mit Sporangienmasse bedeckt. Als einziger Farn, der Seewasser verträgt, findet er sich in den Mangrovesümpfen aller tropischen Länder, im Brackwasser längs den Küsten. Auf den Antillen, in Guadeloupe, Dominica, Puerto Rico findet sich als Seltenheit Acrostichum praestantissimum, das sich von Acrostichum aureum hauptsächlich durch die sehr verschmälerten fertilen Fiedern unterscheidet, die manchmal nur am Rande mit Sporangien besetzt sind.

Prothallium.

Die tetraedrische Spore rundet sich vor der Keimung. Zuerst wird die Sporenhaut von einer chlorophyllhaltigen Zelle durchbrochen, die sich teilt; die untere bildet sich zum Rhizoid aus, die obere wird durch wiederholte Querteilung zu einem Zellfaden, der sich durch bald auftretende Längsteilungen spatelförmig verbreitert; an der Spitze bildet sich eine zweischneidige Scheitelzelle, die nach beiden Seiten Segmente abgliedert (Fig. 2 *A—C*). Diese Art des Wachstums dauert aber nicht lange; es treten nämlich in einigen seitlich am spatelförmigen Prothallium gelegenen Zellen Antiklinal-, später auch Periklinalteilungen

auf (Fig. 3*A*), die zur Ausbildung eines seitlichen Meristems führen (Fig. 3*B*). Von diesem Meristem aus bilden sich zwei Flügel; besonders lebhaftes Wachstum tritt auf der Strecke zwischen dem Meristem und der alten noch lange Zeit deutlich erkennbaren Scheitelzelle ein, während der Flügel unterhalb des Meristems zunächst weit hinter dem andern zurückbleibt. Es entstehen auf diese Weise bis zu 1 cm große, vielfach gelappte Prothallien, die auf keinem Stadium die Herzform der gewöhnlichen Polypodiaceenprothallien zeigen. Die Geschlechtsorgane entstehen sehr zahlreich auf der Unterseite und weisen keine Besonderheiten auf, abgesehen davon, daß die Deckelzelle der Antheridien häufig

Fig. 2.

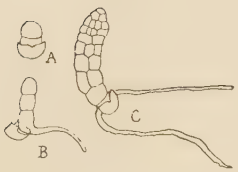

Fig. 3.

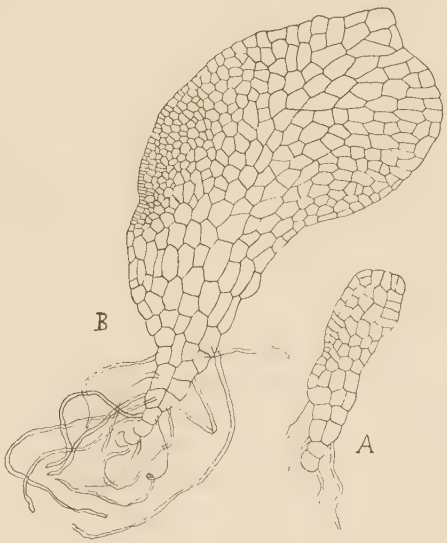

Fig. 4.

Fig. 2. Acrostichum aureum. Ganz junge Prothallien. Vergr. ca. 40 : 1.
Fig. 3. Acrostichum aureum. Ältere Prothallien. Vergr. ca. 40 : 1.
Fig. 4. Acrostichum aureum. Antheridium. Vergr. ca. 120 : 1.

nach einer Seite hin wie eine schiefe Zipfelmütze ausgezogen ist (Fig. 4). Adventivprothallien waren nicht selten; so fanden sich z. B. an einem alten stark gekräuselten Prothallium, dessen Meristem entfernt war, zwei dem Rand entsprungene Adventivprothallien, die beide reichlich Antheridien trugen; und zwar hatte das eine die Antheridien normalerweise auf der Seite, die der Unterseite des alten Prothalliums entsprach, das andere hingegen auf der der Oberseite des alten Prothalliums entsprechenden Seite. Dies erklärt sich leicht aus der Kräuselung des alten

Prothalliums, durch die sich ein Stück umgeschlagen hatte; die Antheridien bildeten sich wie immer auf der dem Licht abgewandten Seite, in diesem Falle also auf der morphologischen Oberseite des Prothalliums. Einige Kulturen wurden auf Salzlösungen gemacht und zwar im Hinblick auf den Standort von Acrostichum aureum mit Chlornatrium. In einer $2^0/_{00}$igen Lösung von Chlornatrium allein keimten die Sporen, wie zu erwarten war, überhaupt nicht; in einer Lösung, die $1^0/_{00}$ Chlornatrium und $1^0/_{00}$ Chlorkalium enthielt, keimten die Sporen rasch und gut; bald aber hörte das Wachstum auf, der Inhalt der Zellen wurde gelblich. In einer Lösung von $1^0/_{00}$ Chlornatrium und $1^0/_{00}$ Knop keimten die Sporen sehr gut. Die Entwicklung der Prothallien verlief normal; die Geschlechtsorgane entwickelten sich und in mehreren Fällen entstanden auch Keimpflanzen. Gegenüber den auf Torf oder Lehm gezogenen Prothallien waren die der Wasserkulturen kleiner, und das Chlorophyll hatte eine blassere Farbe. In einer Schale waren die jungen Prothallien infolge von Erschütterung unter Wasser geraten; diese wuchsen nur ganz langsam weiter oder stellten ihr Wachstum ein, aber es trat reichliche Antheridienbildung auf, so daß häufig an Prothallien, die aus nur vier Zellen bestanden, sich zwei Antheridien gebildet hatten.

Keimpflanze.

Die ersten Keimpflanzen auf den Mitte April ausgesäten Kulturen zeigten sich Mitte Oktober. Die Wurzel ist kräftig entwickelt, das erste Blatt breitspatelförmig, der Blattstiel von einem in der Blattspreite sich gabelnden Nerven durchzogen; das im Prothalliumgewebe versenkte Saugorgan ist sehr stärkereich. In der Blattspreite bildet sich durch Gabelung und Verzweigung der beiden Nerven eine Masche, die auf den folgenden halbkreisförmigen Blättern von weiteren sechsseitigen Maschen umgeben wird, so daß sich deutlich die später so hervortretende Aderung des Acrostichumblattes schon hier erkennen läßt. Die ersten Blätter sind halbkreis- bis nierenförmig, und nicht eingerollt, sondern nur parallel zum Blattstiel umgebogen. Sie sind beiderseits dicht bedeckt mit mehrzelligen schuppenförmigen Haaren, die gegen Transpiration schützen und später abfallen. Derselbe Haartypus findet sich auf allen jungen Blättern. Spaltöffnungen sind auf der Unterseite sehr zahlreich, befinden sich vereinzelt auch auf der Oberseite. Etwa das fünfte oder sechste Blatt ist länglich und vorn zugespitzt, und zeigt eine leichte Einrollung; mit zunehmendem Spitzenwachstum wird die Einrollung immer beträchtlicher. Nachdem etwa drei zugespitzte, un-

gefiederte Blätter entstanden sind, beginnt die Fiederung, die sich zuerst meist durch einen tiefen einseitigen Einschnitt des Blattes kenntlich macht; der so abgetrennte Lappen ist von einer Ader durchzogen, die ihn in eine kleinere akroskope und eine größere basiskope Hälfte teilt. Das nächste Blatt ist auf beiden Seiten eingeschnitten, so daß es dreiteilig erscheint; die Fiederung schreitet bei den folgenden Blättern weiter fort; dabei gleicht sich die Verschiedenheit in der Größe der akro- und basiskopen Blatthälften immer mehr aus, die Fiederblätter laufen nicht mehr an der Ader herab bis zum Blattstiel, sondern haben selbständige Stiele.

Stamm.

Der Stamm von Acrostichum aureum ist aufrecht, und im Querschnitt dreieckig; seitlich, hauptsächlich aber oben, wo die Blatthöcker zu fühlen sind, ist er mit großen, bis 2 cm langen Schuppen besetzt, die die jungen Blätter schützen; sie fallen später ab, und ihre Narben sind häufig noch am Blattstiel zu sehen. Die Schuppe ist nur an der Basis mehrschichtig; da sind die Zellen klein, polygonal, bräunlich und isodiametrisch; nach oben zu werden sie schmäler, länger und farblos, an der Spitze gehen sie in ganz schmale lange zugespitzte Zellen über, die sich vielfach am Rande ausfasern. Das Leitbündelsystem des Stammes besteht aus einer Solenostele, innerhalb derer sich einzelne markständige Bündel befinden. Das Xylem ist auf beiden Seiten von Phloem, Perizykel und Endodermis umgeben, der gesamte Gefäßbündelring innen und außen von einem Mantel stark verholzten Sklerenchyms. Ein Sklerenchymmantel umgibt auch den Stamm von außen. Das Innere des Gefäßbündelringes ist durchzogen von markständigen Bündeln, die an seiner Wand entspringen und schräg nach oben hin ziehen; in der Mitte verzweigen sie sich und treten sowohl untereinander als auch wieder mit der Gefäßbündelwandung in Verbindung. Thomas gibt an, daß sie immer blind endigen und bildet einen Längsschnitt ab, wo dies natürlich zutrifft, da die Bündel da schräg getroffen werden. Präpariert man aber das Skelett eines Stammes im Zusammenhang, so zeigt sich die Kontinuität der Bündel untereinander und mit der Solenostele; blind im Mark endigende Bündel, die dem Rand des Gefäßzylinders entsprangen, fand ich im Stamm einer sehr kräftigen Pflanze nur zwei. Das Mark

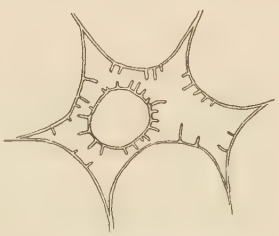

Fig. 5. Acrostichum aureum. Interzellulare mit Stäbchen.

ist reich an Interzellularen, in denen sich die zuerst von Luerssen, später von Schenck beschriebenen und abgebildeten „Stäbchen" finden (Fig. 5).

Internodium und Blattstiel.

Bei der Abzweigung eines Blattes buchtet sich eine Ecke der auf dem Querschnitt dreieckigen Solenostele aus, und zerteilt sich bald in einzelne Bündel. Die so entstandene Lücke schließt sich durch seitliche Einfaltungen, die sich allmählich zu einer bogenartigen Brücke vereinigen, durch die die Blattlücke geschlossen wird. Meist tritt nur eines der markständigen Bündel hinzu, so daß die Brücke gewissermaßen einen Mittelpfeiler erhält. Die markständigen Bündel haben also nur einen geringen Anteil an der Schließung der Blattlücke; keineswegs sind sie imstande, die Blattlücke selbständig zu schließen, wie Thomas angibt. Um den Blattstiel mit Gefäßen zu versorgen teilt sich einmal,

Fig. 6. Acrostichum aureum. Schema der Ausbildung der Gefäßbündelanordnung im Petiolus. Vergr. ca. $^3/_4$: 1.

wie schon erwähnt, die Ausbuchtung des Gefäßbündelzylinders in einzelne Bündel, die die konvexe Seite des im Querschnitt annähernd halbkreisförmigen Blattstieles einnehmen. Die je nach dem Alter der Blätter mehr oder weniger kompliziert angeordneten Gefäße der Blattstielmitte und der abgeflachten adaxialen Seite nehmen ihren Ursprung von einer Einfaltung, die an der Stelle der Ausbuchtung liegt, wo diese noch mit dem Gefäßzylinder in Verbindung steht. Diese Einfaltung tritt auf, wenn man von unten nach oben gehend Querschnitte betrachtet, noch ehe sich die Einfaltung zeigt, welche die „Brücke" bildet und zur Schliessung der Blattlücke führt. Wie von der Einfaltung aus die Bündel allmählich das Innere des Blattstieles erreichen — teils durch Aufteilung in einzelne Bündel, die schräg nach der Mitte hin ziehen und so auf dem nächsten Querschnitt eine tiefere Einbuchtung bilden, teils durch Abgabe eines seitlichen Astes — wird am besten durch das Schema (Fig. 6) klar. Darnach treten markständige Bündel überhaupt nicht in den Blattstiel ein; es ist aber zu bemerken, daß das markständige Bündel,

das bei der Schließung der Blattlücke herantritt, ziemlich weit unten einen Seitenast entläßt, der unter der „Brücke“ durchgehend, in den Blattstiel eintritt und sich reichlich verzweigt; diese Bündelchen endigen aber alle blind auf einer gewissen Höhe (im Schema etwa in Fig. 6*D*) und sind der Deutlichkeit halber nicht eingezeichnet. Dieses Erlöschen der markständigen Bündel beobachtete Mettenius an einer jungen Pflanze und ließ es dahingestellt, ob es auch bei kräftig entwickelten Pflanzen noch stattfände; nach meinen an einer über mannsgroßen Pflanze des Münchener Botanischen Gartens angestellten Untersuchungen ist dies durchaus der Fall. Ich nehme an, daß durch diese Einrichtung

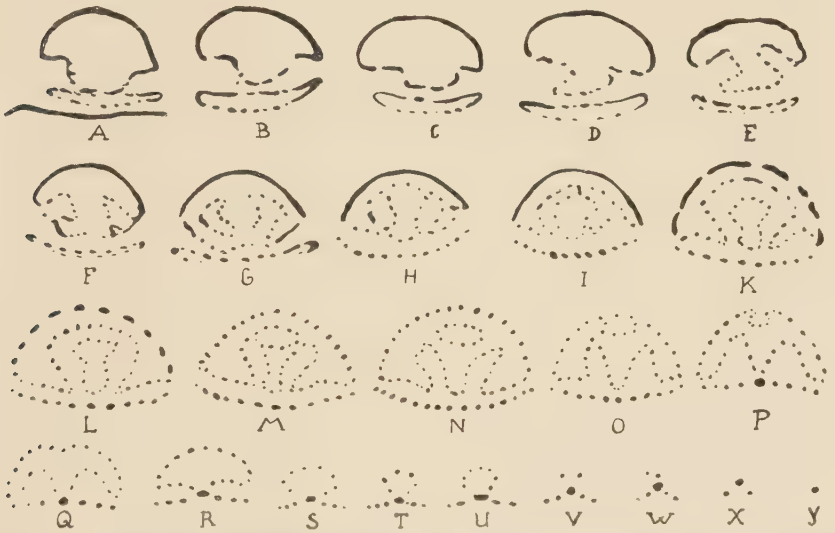

Fig. 7. Acrostichum aureum. Schema des Gefäßbündelverlaufs in Petiolus und Rhachis, auf Querschnitten von der Blattbasis nach der Spitze zu dargestellt. Vergr. ca. $1^1/_2 : 1$.

der Basis des Blattstieles die nötigen Nährstoffe zugeführt werden auf einer Stufe, wo sich die blatteigenen Bündel noch nicht genügend differenziert haben, um bis in die Mitte des Blattstieles vorzudringen; später, wenn dies der Fall ist, wird die Ernährung durch die markständigen Bündel überflüssig, und sie erlöschen. Die eben geschilderte Verteilung der Gefäßbündel im Stiel wird komplizierter, um so jüngere Blätter man untersucht. So findet man auf den Querschnitten durch jüngere stärkere Stiele häufig Bilder wie Fig. 7*N*, deren Zustandekommen durch Fig. 7*A*—*M* erklärt wird. Die Querschnitte, nach denen diese Figuren gezeichnet sind, stammen von einem der jüngsten Blätter der untersuchten Pflanze,

das noch gestaucht und eingerollt war; daraus erklärt sich, daß die Aufteilung des halbkreisförmigen abaxialen Bogens in einzelne Bündel im Gegensatz zu Fig. 6 scheinbar erst stattfindet, wenn die inneren Bündel sich schon ziemlich weit differenziert haben; aber wenn das Blatt sich aufrollt, so erfährt ja die adaxiale Seite dadurch eine größere Streckung, und dann kommen Querschnittbilder wie Fig. 6 zustande. Fig. 7*F* entspricht dem Stadium des älteren Blattes bei Fig. 6*E*. Die doppelte Reihe adaxialer Bündel bei Fig. 7, deren eine sich bald verliert, ist durch eine doppelte Einfaltung des Gefäßbündelzylinders entstanden und steht mit der die Blattlücke schließenden „Brücke" nicht in Verbindung; diese ist in Fig. 7 nur bei *A* gezeichnet, ebenso sind die vom markständigen Bündel ausgehenden Bündelchen wieder weggelassen. Besonders betont soll hier noch werden, daß die Reihe der adaxialen Bündel sich durchaus unabhängig von den abaxialen aus Einfaltungen des Gefäßringes bildet. Verfolgt man von einem Querschnitt wie Fig. 7*M* ausgehend, den Verlauf der Gefäßbündel nach der Blattspitze zu, so vereinfachen sich die Bilder, wie Fig. 7*O*—*Y* zeigt, bis zuletzt in der Blattspitze ein einziges Bündel verläuft. Die Abzweigung der Gefäße für die einzelnen Fiedern geht ohne Störung dieser Bilder vor sich, und zwar sondern sich an den Ecken, wo die konvexe mit der abgeflachten Seite zusammenstößt, die Bündel ab um in die Fieder auszutreten, wo sie auf Querschnitten die gleiche Anordnung zeigen, wie an der Spitze der Rhachis.

Dieselben Bilder wie Fig. 7*Q*—*Y*, aber in umgekehrter Reihenfolge, erhält man auch, wenn man Querschnitte durch die Blattstiele einer Keimpflanze, vom ersten (ältesten) Blatt ausgehend, betrachtet[1]). Es zeigt sich, daß bei der fortschreitenden Entwicklung von Blatt zu Blatt die Gefäße der abaxialen Seite erst später auftreten als die der adaxialen. Die Keimpflanze zeigt auch im Stamm einfachere Verhältnisse. Bei ganz jungen Pflanzen ist eine Haplostele vorhanden, mit dem Xylem in der Mitte; sehr bald finden sich aber parenchymatische Elemente im Xylem, so daß dieses einen Ring bildet; wenn ein Blatt abgeht, so dehnt sich der Ring in einer Richtung aus, schließlich trennt sich ein Stück, etwa ein Fünftel des Ringes, ab, und die so entstandene Lücke schließt sich allmählich, indem die beiden freien Enden sich vereinigen;

1) Dieselbe Rekapitulation der Gefäßbündelverteilung in den Blattstielen der Primärblätter durch bestimmte Stadien der späteren, komplizierten Blattstiele, die man von der Spitze nach der Basis gehend erhält, beobachtete Bauke an Cyatheaceen, mit denen ja auch sonst die Anordnung der Gefäßbündel im Blattstiel von Acrostichum aureum einige Ähnlichkeit hat.

markständige Bündel sind nicht vorhanden; selbst bei älteren Pflanzen, die schon einen kräftig ausgebildeten Gefäßbündelring besitzen, fehlen sie. An solchen Pflanzen ist dann die Abzweigung eines Blattes komplizierter und nähert sich der vorher beschriebenen; nachdem der Ring sich nach einer Richtung gestreckt und etwas zersplittert hat, sondern sich zuerst die Bündel der abaxialen Seite ab; durch seitliche Ausstülpungen des Gefäßbündelringes, die sich in der Mitte vereinigen, entsteht die Reihe der adaxialen Bündel, und durch die Vereinigung der freien Enden des Gefäßzylinders schließt sich die Blattlücke. Das mittelste größte der adaxialen Bündel gibt nach oben hin Seitenäste ab, die sich den Bündeln der konvexen Seite nähern. Ein Querschnitt durch den Stiel eines solchen Blattes würde etwa Fig. 7*S* entsprechen.

Der Theorie von Thomas über die Entstehung der komplizierten Gefäßbündelverteilung im Blattstiel von Acrostichum aureum kann ich nach meinen Befunden durchaus nicht beistimmen. Thomas geht aus von der Hufeisenform, wie sie sich ja tatsächlich in der Reihe der abaxialen Bündel bei Acr. aureum findet; die Entwicklung der übrigen Bündel schildert sie folgendermaßen: The sides of the original horseshoe now become infolded, and at the same time give off bundles forming the inverted series b (eine der abaxialen konvexen Bündelreihe parallele Reihe). The portions of the horseshoe just below the involuted sides now fuse, forming a three-armed structure, the lateral arms of which give off bundles to form the series d of the upper side (die gerade Reihe der adaxialen Bündel); the middle arm forms the large bundle with many protoxylems, which will give rise to the central series c (den übrigen Bündeln). Nach dieser Beschreibung sind schließlich alle Bündel aus dem „horseshoe" hervorgegangen, wie die Verf. sagt als „elaborations of its free ends". Das beigegebene Schema soll diese Entstehung veranschaulichen. Der Reihe der dort gezeichneten Diagramme aber widersprechen nicht nur die Tatsachen, sondern auch die Abbildungen, die die Verf. zwei Seiten vorher von Querschnitten durch ein Internodium gibt; hier sieht man, daß die Reihe der adaxialen Bündel hervorgeht aus den Einfaltungen des Gefäßbündelzylinders, wie es auch meine Untersuchungen an verschieden alten Blattstielen bestätigen. Keineswegs entsteht sie erst dann, wenn der „horseshoe" sich durch Einfaltung verdoppelt hat; dem widerspräche auch die massige Gestalt der adaxialen im Verhältnis zu den horseshoe-Bündeln. Zudem ist nicht gut vorstellbar – vorausgesetzt, daß die von Thomas gegebenen Diagramme die verschiedenen Entwicklungshöhen eines und desselben Blattstieles darstellen sollen — wie die aus den freien Enden des Hufeisens hervorge-

gangenen zahlreichen Gefäße mit den Gefäßbündeln des Stammes Zusammenhang finden sollen; denn daß der ganze Blattstiel seine Nährstoffe auf dem Umweg durch den horseshoe beziehen sollte, ist doch ebenso undenkbar. Sollen aber die Diagramme die verschiedenen Entwicklungshöhen verschiedener Blätter darstellen — was aber nach dem Text kaum anzunehmen ist — so haben meine Untersuchungen an den ersten Blättern von Keimpflanzen, die Thomas ja nicht zur Verfügung standen, gezeigt, daß die adaxialen Gefäße vor den Hufeisenbildungen auftreten. Die Lage der Protoxylemgruppen, die Thomas im wesentlichen zu ihrer Hypothese über die Entwicklung der Gefäßbündelordnung veranlaßte, läßt sich mit meiner Anschauung ebensogut vereinigen.

Eine Darstellung, wie Thomas sie für die Entwicklung der Blattspuren bei A. aureum gibt, hat, besonders in der diagraphischen Darstellung, zunächst viel Bestechendes; sie ist aber, ebenso wie manche andere zunächst recht einleuchtende Anschauung über Zustandekommen komplizierter Verhältnisse in der Farnanatomie, entwicklungsgeschichtlich undenkbar. Daß die Verf. von falschen Voraussetzungen ausgeht, zeigt die Bemerkung, daß sie, um die primitivste Ausbildung der Gefäße zu studieren, eines der jüngsten Blätter einer jungen Pflanze untersuchte, während natürlich das älteste die einfachste Struktur gezeigt hätte; sie nimmt also für jedes individuelle Blatt, ungeachtet der Zeit seiner Entstehung, eine zunächst einfache Anlage an, die sich im Lauf seiner Ausbildung kompliziert, während in Wirklichkeit die komplizierte Anlage eines Blattes sich schon auf seinen ersten Entwicklungsstadien zeigt.

Wurzel.

Die Wurzeln entspringen meistens den Blattbasen, zuweilen auch direkt dem Gefäßbündelring; die stärksten sind fleischig und etwa 1 cm im Durchmesser; sie geben wenige dünne Seitenwurzeln ab, die sich aber ihrerseits überaus reichlich in immer dünnere Äste verzweigen, so daß ein dichtes Gewirr feiner drahtartiger Wurzeln entsteht, die ihren Ursprung von relativ wenigen der fleischigen Wurzeln nehmen. Die Verzweigung erfolgt erst ziemlich spät, so daß viele der jüngeren fleischigen Wurzeln, die sich zwischen den Blattbasen durchdrängen, unverzweigt erscheinen.

Die Dicke der Wurzeln wird durch ein an Interzellularen sehr reiches Grundgewebe bedingt, das für die Durchlüftung der in Schlamm und Wasser befindlichen Wurzeln sorgt. Der Gefäßbündelzylinder

macht etwa nur ein Achtel des Durchmessers aus, das ihn direkt umschließende Parenchym hat keine Interzellularen und ist nur schwach sklerenchymatisch; das großlumige mit Parenchym untermischte Xylem nimmt die Mitte ein und ist tri-, später hexarch; die Protoxyleme springen bis zum Perizykel vor, so daß das Xylem eine sternartige Figur bildet; zwischen den einzelnen Armen, deren Spitze die oft doppelten Protoxylemgruppen einnehmen, liegt das Phloem, das also bei einem hexarchen Xylem in sechs einzelne Gruppen zerteilt ist; das ganze ist von einem ein-, nur selten zweischichtigen Perizykel und einer Endodermis mit den typischen verholzten Querwänden umgeben. Junge Wurzeln, auch ältere nahe der Spitze, haben keine Interzellularen. Die dünnen, drahtartigen Wurzeln sind im Gegensatz der den fleischigen diarch. Beide Arten haben eine kompakte deutlich abgegrenzte Wurzelhaube.

Blatt.

Die Aderung sowohl der sterilen als auch der fertilen Blätter wird aus hexagonalen Maschen gebildet, die nahe der Mittelrippe sehr schmal und langgestreckt sind, nach dem Rande zu immer gedrungener werden. Außer der Mittelrippe tritt keine Ader hervor (Fig. 8). Junge Fiederblätter sind auf beiden Seiten mit den oben erwähnten mehrzelligen schuppenförmigen Haaren besetzt, die später abfallen. Die Fiedern sind dann auf der Oberseite kahl; auf der Unterseite der sterilen Fiedern treten einzellige stachelförmige Haare auf. Die fertilen Fiedern dagegen zeigen zwischen den Sporangien zahlreiche mehrzellige Haare, deren oberste Zelle seitliche, hakenartig gebogene Ausstülpungen besitzt. Fée hielt sie für abortierte Sporangien und bezeichnete sie als „sporangiastres". Unter dem Dach, das die kurzen Seitenäste bilden, stehen die jungen Sporangien wohlgeschützt; wenn sie reif sind ragen sie darüber hinaus, so daß bei der Entleerung der Sporen die Haare nicht hemmend sind. Die Schutzhaare entstehen, entsprechend ihrer Funktion, ontogenetisch vor den Sporangien. Interessant ist es zu sehen, wie mit dem ersten Auftreten der Sporangien auch das der Schutzhaare verbunden ist. Sehr häufig nämlich findet der Übergang von den sterilen zu den fertilen Fiedern allmählich statt, d. h. es finden sich über den sterilen Fiedern eines Wedels solche, die nur vereinzelte Sporangien oder kleine Gruppen von Sporangien tragen, die dann immer den Adern folgen. Wo immer nun solch ein erster Anlauf zur Fertilität sich zeigt, treten statt der stachelförmigen Haare die verzweigten auf; zuweilen auf solchen Übergangsfiedern sogar an Stellen, die noch gar keine Sporangien zeigen,

gleichsam als ob die Anlage von Sporangien geplant gewesen sei, die Kräfte aber nur bis zur Ausbildung der Schutzhaare gereicht hätten.

Querschnitte durch die Blätter zeigen, daß die Epidermis nur schwach cuticularisiert ist; auf die Epidermis der Oberseite folgen eine chlorophyllarme Hypodermis und zwei Reihen von Palisadenzellen; das darunter befindliche Schwammparenchym ist ziemlich dicht, bei dem von mir untersuchten Exemplar wenigstens viel dichter als Thomas abbildet; diese Unterschiede mögen aber durch Verschiedenheiten des Standortes bedingt sein. An fertilen Blättern sind die Unterschiede des Baues von Blattober- und -unterseite wesentlich weniger ausgeprägt als an den sterilen; die Adern sind hier merklich nach der Unterseite

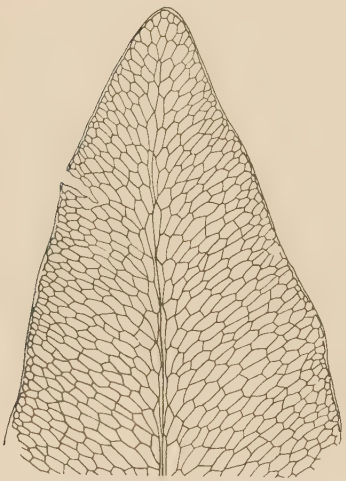

Fig. 8. Acrostichum aureum. Aderung einer Fieder. Vergr. ca. $1^2/_3 : 1$.

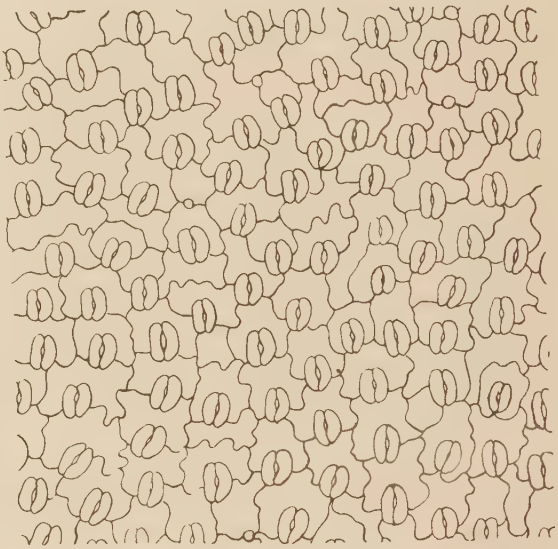

Fig. 9. Acrostichum aureum. Unterseite einer sterilen Blattfieder. Vergr. ca. 100 : 1.

hin verlagert. Die Spaltöffnungen sind meiner Beobachtung nach nicht über die Oberfläche erhoben; dasselbe gibt Thomas an, während Strasburger das Gegenteil anführt.

Betrachtet man einen Flächenschnitt von der Unterseite des Blattes, so ist die Größe und Zahl der Spaltöffnungen sehr auffallend. Zählungen ergeben freilich, daß auf den Quadratmillimeter nur 240 Spaltöffnungen kommen, eine Zahl, die z. B. durch Olea europaea mit 625 (Weiss) oder 675 (Haberlandt) weit übertroffen wird. Zieht man aber die Größe in Betracht — die einzelne Spaltöffnung ist im Mittel 53 μ lang und 36 μ

breit und gehört somit zu den größten beobachteten — und berechnet man dann den von Spaltöffnungen eingenommenen Raum der Blattunterseite im Verhältnis zu dem, den die gewöhnlichen Epidermiszellen einnehmen, so zeigt sich, daß bei Acrostichum aureum die Spaltöffnungen einen größeren Raum bedecken als bei irgend einer anderen der über 160 von Weiss untersuchten Pflanzen, nämlich 0,3624 qmm, während bei Olea europaea trotz der großen Zahl wegen der geringeren Größe der einzelnen Spaltöffnung nur 0,2475 qmm eingenommen werden. Die Richtigkeit der Weiss'schen Zahl für Geranium Robertianum, die der von Acrostichum aureum nahe kommt (0,3356), bezweifle ich, da meine wiederholten Messungen zu verschiedenen Jahreszeiten an Pflanzen verschiedener Standorte für Länge und Breite der einzelnen Spaltöffnung viel geringere Zahlen ergeben als die von Weiss, wodurch natürlich auch die Zahl der Gesamtfläche erniedrigt wird. Anschaulicher als durch die gegebenen Zahlen wird die Häufigkeit der Spaltöffnungen bei A. aureum, wenn man das Verhältnis der Spaltöffnungen zu den übrigen Epidermiszellen betrachtet. So kommen auf sechs Spaltöffnungen (also 12 Schließzellen) nur sieben gewöhnliche Epidermiszellen, während bei Olea europaea trotz der hohen absoluten Zahl auf sechs Spaltöffnungen 45 gewöhnliche Epidermiszellen fallen, also mehr als sechsmal so viele wie bei Acrostichum. Die beigegebene Abbildung eines Stückes der Blattunterseite von Acrostichum aureum (Fig. 9) veranschaulicht die Verhältnisse.

Sporangien.

Die Entwicklungsgeschichte der Sporangien zeigt keine Besonderheiten; die reifen Sporangien sind auffallend groß, der Annulus besteht aus durchschnittlich 20 Zellen mit stark verdickten Wänden; das Stomium besteht in der Regel aus sechs in der Querrichtung gestreckten schmalen Zellen, deren Wände geringe Verdickung zeigen. Unregelmäßigkeiten im Bau des Annulus sind ziemlich häufig, besonders an Übergangsfiedern, wo die Sporangien zum ersten Male auftreten; an solchen Stellen sind anormale Annuli weit häufiger als normale, als ob die Pflanze erst allmählich die Bildung des normalen Annulus „erlernen" müßte. Oft ist der Annulus auf eine Seite verschoben, oder er verläuft schief, oder er besteht aus einer mehrfachen Zellreihe und verzweigt sich; jedenfalls zeigt sich, daß alle Wandzellen des Sporangiums die Fähigkeit haben, ihre Wände zu verdicken und zu Annuluszellen zu werden. Fig. 10 gibt, von oben gesehen, ein Stück Blattunterseite von einer Über-

gangsfieder mit Sporangien und Schutzhaaren wieder; von den vier vorhandenen Sporangien ist nur eines normal, und auch hier ist der Ring nach einer Seite verschoben. Fig. 11 zeigt ein Sporangium mit anormalem Annulus von vorn und von beiden Seiten. Der Annulus hat sich hier ganz nach der einen Seite verschoben, die dadurch abgeflacht worden ist, während sich die andere mehr als gewöhnlich hervorwölbt.

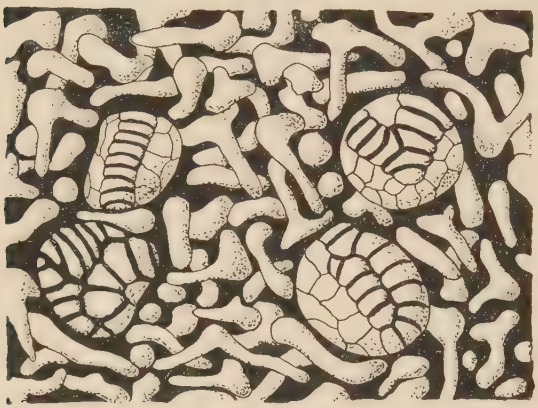

Fig. 10. Acrostichum aureum. Unterseite einer fertilen Fieder mit Schutzhaaren und Sporangien, deren Annuli unregelmäßig sind. Vergr. ca. 50 : 1.

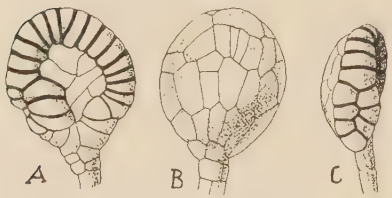

Fig. 11. Acrostichum aureum. Sporangium mit anormalem Annulus. Vergr. ca. 50 : 1.

Die Sporen sind tetraedrisch an der Stelle, wo sie in den Tetraden zusammenhängen, mit drei Leisten versehen. In der Höhe des Dreiecks sind sie 60 μ lang, gehören also mit zu den größten Sporen. Ein Perispor ist nicht vorhanden.

Acrostichum praestantissimum.

Diese Art, die sich auf den Antillen findet, konnte ich nur als Herbariummaterial untersuchen. Sie unterscheidet sich äußerlich von A. aureum dadurch, daß die Fiedern der Rhachis ungestielt aufsitzen und die fertilen gegenüber den sterilen sehr verschmälert und in einigen Fällen nur am Rand von Sporangien bedeckt sind. Querschnitte durch fertile Fiedern zeigen, daß die Sporangien wie bei A. aureum auf dem Parenchym stehen; auch in den Fällen, wo sie nur den Rand bedecken, greifen sie aufs Parenchym über, obwohl ein dem Rand parallel laufender Kommissuralnerv, der sich aus den Längsseiten der Maschen zusammensetzt, vorhanden ist. Sporangien, Gestalt und Größe der Sporen stimmen mit denen von A. aureum überein, bemerkenswert ist jedoch das Fehlen der für A. aureum charakteristischen keulenartig verdickten Schutz-

haare zwischen den Sporangien. Bei A. praestantissimum, besonders bei den Exemplaren mit randlicher Fruktifikation, ist der Blattrand — im Gegensatz zu A. aureum wo er abgestumpft und sklerotisch ist — hautartig ausgeschärft und indusienförmig über die Sporangien umgeschlagen. Die Spaltöffnungen sind nicht so zahlreich wie bei A. aureum, übertreffen sie aber noch an Größe; sie sind durchschnittlich 60 μ lang und 34 μ breit; außerdem sind sie von einer für viele Farne typischen halbkreisförmigen Zelle umschlossen, die bei A. aureum nicht vorhanden ist. Ein weiterer Unterschied zu A. aureum liegt in der Anordnung der Gefäßbündel in der Mittelrippe der Fiedern; bei A. praestantissimum ist die Mittelrippe nicht so stark vorgewölbt und von nur einem abgeflachten und etwas gekrümmten Gefäßbündel durchzogen, das von einem Sklerenchymring umschlossen wird, während bei A. aureum die für den Blattstiel charakteristische Anordnung der Gefäßbündel sich auch in den Mittelrippen der Fiedern wiederholt. Um die Anatomie des Blattstieles und Stammes von A. praestantissimum zu untersuchen, fehlte es mir an Material.

Stenochlaena tenuifolia.

Die erwachsene Pflanze hat ein starkes weit kletterndes glattes Rhizom, das nur an der Spitze mit 0,5—0,8 cm langen, schmalen, braunen Schuppen besetzt ist, deren Anheftungsstelle nicht an der Basis liegt, sondern etwas nach der Mitte zu verschoben ist. Das Gefäßsystem besteht aus einzelnen großen abgerundeten Bündeln, die einen zentralen Ring bilden; um diesen liegt der Rinde genähert ein zweiter Ring, der aus viel kleineren Bündeln besteht; jedes Bündel besteht aus zentralem monarchem, sehr weitzelligem mit Phloem untermischtem Xylem, das von Phloem, ein- bis zweischichtigem Perizykel, Endodermis und drei- bis fünfschichtigem Sklerenchym umgeben ist. Wenn ein Blatt abgeht, so vermehren sich die kleinen Bündel an einer Stelle, auch die großen Bündel geben einige Stränge ab, und diese Abzweigungen treten in den Blattstiel ein, wo sie sich bald in einen Kreis kleiner Bündel ordnen, der der Rinde nahe liegt, während die Mitte von zwei Reihen größerer Bündel eingenommen wird. Eine beträchtliche Störung der Gefäßbündelanordnung im Rhizom findet durch Abgang der Blattspuren also nicht statt.

Die Wurzeln haben ein diarches Xylem, das von Phloem, Perizykel, Endodermis und einem Ring stark sklerenchymatischer Zellen umgeben ist.

Die Blätter werden bis 0,7 m lang und sind einfach gefiedert; die Fiedern sind schmal-lanzettlich, am Rande gezähnt; die Aderung besteht aus einer Mittelrippe, der parallel je eine Seitenader läuft, die mit ihr durch Kommissuren verbunden wird, so daß äußerst schmale, kostale Maschen entstehen; von diesen gehen schräg zum Rand unverzweigte frei endende Seitennerven. Die fertilen Blätter entsprechen im Bau den sterilen, die Spreiten sind aber in der Breite stark zusammengezogen, etwa auf ein Sechstel der sterilen. Die Aderung besteht ebenfalls aus kostalen, aber breiteren Maschen, von denen Seitenadern abgehen; diese sind aber unregelmäßiger und weniger häufig und natürlich kürzer; der sterile Blattrand ist bei manchen Arten zum Schutz der Sporangien umgeschlagen. Auf Querschnitten zeigt sich, daß das Blatt bifazial ist, und zwar befindet sich unter der cuticularisierten Epidermis eine großzellige chlorophyllfreie Hypodermis und darunter eine bis zwei Schichten eng aneinanderliegender kleiner Palisadenzellen mit reichlichem Inhalt; dann erst folgt das lockere Schwammparenchym und die schwach cuticularisierte Epidermis der Unterseite, die von zahlreichen, über diese Oberfläche nicht hervorragenden Spaltöffnungen mit großen Atemhöhlen unterbrochen ist.

Die Sporangien sind normal, haben 13—16 Annuluszellen und 64 bilaterale, mit Höckern besetzte Sporen ohne Perispor.

Leptochilus heteroclitus.

Die Keimung der Spore, das herzförmige, mit randständigen Drüsenhaaren versehene Prothallium und die Geschlechtsorgane zeigen keine Besonderheiten; Keimpflanzen traten in keiner Kultur auf.

Die erwachsene Pflanze ist nach den Angaben verschiedener Autoren (Christ, Diels, Beddome, Clarke) äußerst polymorph; so sollen nach Beddome am selben Rhizom einfache und gefiederte Blätter vorkommen. Das stärkehaltige Rhizom ist kriechend, dorsiventral abgeflacht und, besonders reichlich an den Ansatzstellen der Blattbasen, mit dunkelgraubraunen, 0,5 cm langen Schuppen bekleidet. Die Blätter stehen in zwei der Oberseite genäherten Reihen, dementsprechend ist das Gefäßsystem eine Dictyostele mit einem breiten ventralen und einem schmäleren dorsalen Bündel, zwischen denen seitlich kleine Bündel liegen, die in die Blattstiele eintreten, wo sie zunächst kreis-, bald aber hufeisenförmig angeordnet sind und sich mit Sklerenchymscheiden umgeben. Die Bündel haben ein ventrales, mit Phloem durchsetztes Xylem, das beiderseits mit Phloem, zwei- bis vierschichtigem Perizykel

und Endodermis umgeben ist. Die Verteilung des Sklerenchyms im Rhizom ist sehr unregelmäßig; zuweilen tritt es an die Gefäßbündel heran und umgibt sie ganz oder teilweise; an vielen Stellen sind unterhalb der Rinde Teile eines sklerenchymatischen Ringes sichtbar, der aber niemals vollständig ist. Auffallend sind im Grundgewebe regellos zerstreute schwarze Gruppen von Zellen, deren Wände manchmal so stark verdickt sind, daß das Lumen fast verschwindet. Auf Längsschnitten erweisen sich diese Zellen als Sklerenchymstränge die blind endigen. Die dünnen Wurzeln haben ein diarches, die dickeren ein triarches Xylem, das mit reichlichem Phloem, ein- bis vierschichtigem Perizykel, Endodermis und einem gut ausgebildeten Sklerenchymring umgeben ist, der aus polygonalen Zellen mit stark verdickten Wänden besteht.

Die Blätter sind einfach gefiedert, außer der bis zu 0,5 m lang ausgezogenen häufig wurzelnden Endfieder stehen seitlich ein bis drei Paare ganzrandige Seitenfiedern.

Die fertilen Blätter stehen aufrecht und sind etwas reduziert, das Endstück ist nicht ausgezogen. Blätter, die nur teilweise mit Sporangien bedeckt waren, beobachtete ich an den Pflanzen des Münchener Gartens; auch in der Literatur finden sich Angaben über solche Mittelformen (Clarke, Beddome, Christ, Diels). Die Adern bilden zwischen den Seitennerven Maschen, die häufig frei endende Nerven einschließen; auch am Rande endigen die Nerven frei (Fig. 36*D*).

Auf Blattquerschnitten zeigt sich, daß die Epidermis schwach cuticularisiert ist und die Spaltöffnungen sich kaum über sie erheben. Das Mesophyll besteht aus einem vier- bis neunschichtigen Schwammparenchym; Haarbildungen treten nicht auf.

Das Sporangium ist ein gewöhnliches Polypodiaceensporangium mit etwa 13 Annuluszellen; die Sporen sind bilateral, von einem stark faltigen Perispor umgeben und ohne dieses 40 μ lang.

Leptochilus cuspidatus.

Das Prothallium ist herzförmig, ohne Drüsenhaare; Antheridien und Archegonien sind normal, Keimpflanzen konnte ich nicht erhalten. Der Sporophyt hat ein ziemlich kurzes kriechendes stärkehaltiges Rhizom, das mit braunen, 0,5 cm langen Schuppen bekleidet ist; deren Zellwände sind stark verdickt und dunkelbraun, ausgenommen an den Außenseiten; an der Spitze tragen die Schuppen ein Bündel langer gelblicher Fasern.

Die Leitbündel bilden eine Dictyostele; die einzelnen Meristelen bestehen aus zentralem mit Phloem untermischtem Xylem, das von Phloem, ein- bis zweischichtigem Perizykel und Endodermis umgeben ist; in die Blattstiele treten mehrere (etwa sieben) hufeisenförmig angeordnete Bündel ein.

Die Verteilung des Sklerenchyms stimmt ganz überein mit der für L. heteroclitus geschilderten.

Auch die Wurzeln stimmen im Bau mit den von L. heteroclitus überein, nur wurden keine Wurzeln mit triarchem Xylem beobachtet. Die Blätter sind einfach gefiedert, die Endfieder läuft ein Stück an der Rhachis hinab, ist fiederspaltig und häufig lang ausgezogen; an ihrer Spitze treten oft Adventivpflanzen auf; die einzelnen Fiedern sind eingekerbt und fein gezähnelt. Die Nervatur ist der von L. heteroclitus sehr ähnlich; die Adern zwischen den Seitenadern bilden Maschen, die frei endende Nerven einschließen; auch nach dem Blattrand zu in die Zähnchen verlaufen frei endende Nerven, die zuweilen mit einer Verdickung endigen.

Die Epidermis ist nur schwach cuticularisiert, die Spaltöffnungen nur wenig darüber erhoben; das Mesophyll besteht aus einem vierschichtigen Schwammparenchym, die fertilen Blätter sind gegenüber den sterilen etwas zusammengezogen, länger gestielt und stehen aufrecht; die Spreiten sind auf frühen Stadien im Gegensatz zu den sterilen nach unten eingerollt, um die Sporangien zu schützen; die Endfieder ist nicht ausgezogen, doch beobachtete ich in einem Fall, daß die ausgezogene mit Adventivknollen versehene Endfieder eines gewöhnlichen assimilierenden Blattes fruktifizierte; wie denn überhaupt einige Mittelformen auftraten, auf die später eingegangen werden soll.

Die Sporangien sind klein, der Annulus besteht aus 13 Zellen, das Stomium ist gut ausgebildet. Die Sporen, deren das Sporangium 64 enthält, sind bilateral nierenförmig und von einem sehr weiten faltigen Perispor umgeben; ohne Perispor messen sie 40 μ.

Leptochilus decurrens var. Rasamalae.

Diese Spezies hat im Gegensatz zu den beiden eben beschriebenen Arten keine gefiederten, sondern ungeteilte Blätter; bei der Stammart sind die fertilen Blätter in der Breite stark zusammengezogen, so daß sie linearisch erscheinen; bei der var. Rasamalae entsprechen sie in der Gestalt den sterilen ovallänglichen Blättern, nur sind sie kleiner als diese.

Das Rhizom ist dorsiventral, kriechend und sehr schleimhaltig; die Blätter entspringen dichtgedrängt in zwei Reihen, die stark nach der Dorsalseite hin verschoben sind, so daß auf dem Querschnitt die Dictyostele aufgelöst erscheint in eine breite ventrale Meristele und viele kleine dorsale und laterale Bündel, von denen etwa je sieben hufeisenförmig angeordnet in den Blattstiel eintreten. Die Bündel bestehen aus zentralem Xylem, das von Phloem, Perizykel, Endodermis und Sklerenchymring umschlossen ist. Im Grundgewebe finden sich dieselben Sklerenchymgruppen wie bei L. cuspidatus und L. heteroclitus. Das Rhizom ist an der Spitze und die Blätter sind an der Rückseite der Adern mit bräunlichen kleinen Schuppen bekleidet, die stark verdickte Wände und seitliche Spitzen haben. Die Wurzeln haben ein diarches Xylem, Phloem zwischen den beiden Protoxylemen, ein zweischichtiges aus viereckigen Zellen bestehendes Perizykel und Endodermis; der Gefäßbündelzylinder ist von einem Ring starkwandiger polygonal abgeplatteter Sklerenchymzellen umgeben.

Auf Blattquerschnitten zeigt sich die Epidermis der Oberseite sehr großzellig und chlorophyllos; darauf folgen zwei Schichten Palisadenzellen und fünf bis sieben Schichten Schwammparenchym, das aber so fest ist, daß es sich vom Palisadengewebe kaum unterscheidet. Die Spaltöffnungen ragen nicht über die schwach cuticularisierte Epidermis der Unterseite vor. Auf Ober- und Unterseite finden sich vereinzelte papillenartige zweizellige Haare. Das ganze Blatt ist etwas sukkulent, so daß die feinen Adern nicht zu sehen sind. Von der Mittelrippe gehen einander parallele Seitennerven ab, zwischen denen sich Maschen und frei endende Adern ausbreiten. Das fertile Blatt stimmt in der Nervatur mit dem sterilen überein, es ist etwas kleiner; das Sporangium hat einen aus 14—17 Zellen bestehenden Annulus, die Sporen sind nierenförmig, von einem faltigen Perispor umgeben und ohne dasselbe 40 μ lang.

Leptochilus guianensis?

Die Pflanze des Münchener Gartens kam nicht zur Fruktifikation, so daß sie nicht endgültig bestimmt werden konnte; jedenfalls hat sie große Ähnlichkeit mit L. guianensis. Sie hat ein weithin kriechendes dorsiventrales Rhizom, das durch die lang herablaufenden Blattbasen seitlich verbreitert wird; das Gefäßbündelsystem ist eine Dictyostele, die aus einer breiteren ventralen und schmäleren dorsalen Meristele besteht, zwischen denen seitlich kleinere Bündel liegen, deren sechs hufeisenförmig angeordnet in den Blattstiel eintreten. Die Bündel be-

stehen aus Xylem, das mit Phloem, ein- bis dreischichtigem Perizykel, Endodermis und Sklerenchymring umgeben ist. Ein Sklerenchymring liegt auch dicht unter der Rinde und bildet ziemlich starke Hervorragungen an der Stelle, wo die Blattbasis ansetzt; von außen ist er als vorgewölbter Streifen sichtbar; die Rinde ist an diesen Stellen von Spaltöffnungen unterbrochen, das Ganze ist wohl als Durchlüftungsgewebe zu deuten. Rhizom, Blattstiel und Nerven der Blattunterseite sind mit schwarzbraunen, 0,2 cm langen Schuppen besetzt, deren seitliche Ränder im unteren Teile aufeinanderliegen, so daß eine korbartige Form entsteht; sogar auf der Blattunterseite finden sich diese Schuppen, außerdem auch kurze papillenartige Haare, die sich zuweilen verzweigen. Die Blätter sind einfach gefiedert, die Rhachis ist schmal geflügelt. Die Fiedern fallen leicht ab und trennen sich dann von der Rhachis an bestimmten Stellen, wo sich eine Trennungsschicht vorher ausgebildet hat. Palisadenzellen sind nicht vorhanden, das Blattgewebe besteht aus einem vier- bis fünfschichtigen Mesophyll, das auf beiden Seiten von einer schwach cuticularisierten Epidermis begrenzt ist. Die zahlreichen Spaltöffnungen ragen nicht über die Oberfläche vor.

Die Aderung der Fiederblättchen besteht aus fünfseitigen zugespitzten Maschen, die keine freien Äderchen einschließen; wohl aber finden sich am Rande frei endende Nerven. Die Wurzeln sind diarch, das Xylem ist mit Phloem, einschichtigem Perizykel, Endodermis und Sklerenchymring umgeben.

Leptochilus zeylanicus.

Das Prothallium ist herzförmig, mit dem Meristem in der Bucht. Am Rand und auf der Fläche stehen zahlreiche einzellige Drüsenhaare. Außerdem finden sich auf der Fläche oft mehrfach verzweigte Drüsenhaare, wie wir sie später auch bei Stenosemia finden werden (Fig. 12 und 13); es scheint also das Vorhandensein verzweigter Drüsenhaare auch bei den Polypodiaceen häufiger vorzukommen und nicht, wie Schlumberger angibt, sich auf die Cyatheaceen zu beschränken; Antheridien und Archegonien sind normal, ebenso die Keimpflanzen.

Der Sporophyt ist eine kleine Pflanze mit kriechendem Rhizom, das mit gelblichen, 0,2 cm langen Schuppen bekleidet ist, deren Zellwände nicht verdickt sind. Die Blattlücken sind sehr lang, so daß der Gefäßbündelring in lauter einzelne Bündel zerfällt; diese Bündel bestehen aus Xylem, das mit Phloem gemischt ist und sind von Phloem, ein- bis zweischichtigem Perizykel und Endodermis umgeben. Sklerenchym

tritt nirgends auf. In die Blattbasis treten zwei Bündel ein, die im Petiolus getrennt verlaufen, sich aber bald nach dem Eintritt in die unpaare Hauptfieder vereinigen. Das Rhizom ist sehr stärkehaltig, ebenso die stark verdickten Blattbasen, die nach dem Absterben der Blätter wie

Fig. 12. Leptochilus zeylanicus. Oberseite des Prothalliums mit verzweigten Drüsenhaaren. Vergr. ca. 80 : 1.

Fig. 13. Stenosemia aurita. Oberseite des Prothalliums mit verzweigten Drüsenhaaren. Vergr. ca. 80 : 1.

Knollen dem Rhizom aufsitzen und als Reservestoffbehälter dienen. Die Wurzeln haben ein diarches stark verholztes Xylem, das von Phloem, einschichtigem Perizykel und Endodermis umgeben ist. Ein Sklerenchymring fehlt entweder ganz oder ist schwach ausgebildet oder besteht aus zwei bis vier Schichten polygonal abgeplatteter Zellen, deren Wände so stark verdickt sind, daß das Lumen fast verschwindet.

Die sterilen Blätter bestehen aus einer großen ovalen gelappten Endfieder und zwei viel kleineren seitlichen Nebenfiedern; der Blattstiel, die Nerven auf der Blattunterseite und der Blattrand sind dicht mit mehrzelligen unverzweigten Haaren besetzt, während sich auf dem Parenchym der Blattober- und -unterseite viel kürzere, papillenartige, zweizellige Haare finden, deren Endzelle sehr inhaltreich ist. Die Adern zwischen den Seitennerven bilden ein feines Netzwerk mit freiendenden Nerven sowohl in den Maschen als auch am Blattrand (Fig. 14). Die fertilen Blätter weichen von den sterilen durch den längeren Stiel, die aufrechte Stellung und besonders durch die stark zusammengezogene glattrandige Spreite ab, die sie linearisch erscheinen läßt; ihre Aderung ist sehr einfach: sie besteht aus einem Mittelnerv, der durch Kommissuren

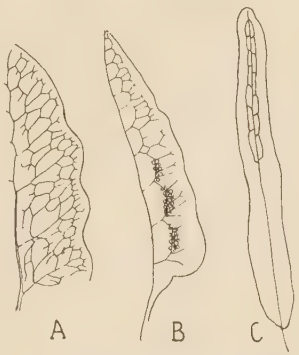

Fig. 14. Leptochilus zeylanicus. Blattaderung. *A* steriles Blatt, *B* Mittelform, *C* fertiles Blatt. Vergr. ca. $^1/_2$: 1.

mit dem ihm jederseits parallel laufenden Seitennerv verbunden ist (Fig. 14*C*)[1]). Die Abbildung des Sporophylls, die Christ in den „Farnkräutern der Erde" gibt, ist insofern nicht richtig, als sie eine Art Mittelform darstellt, die allerdings nicht ganz selten ist; es ist hier die Spreite breiter als bei den normalen Sporophyllen und nähert sich in ihrer Gestalt (auch durch die Ausbuchtungen) den gewöhnlichen assimilierenden Blättern. Künstlich hervorgerufene Mittelformen, auf die später noch eingegangen werden soll, hielten auch in der Aderung die Mitte (Fig. 14*B*).

Die Epidermis der Oberseite ist stärker cuticularisiert als die der Unterseite. Die Spaltöffnungen ragen nur wenig hervor; das Mesophyll besteht nur aus einem drei- bis siebenschichtigen Schwammparenchym. Die Sporangien sind sehr verschieden groß, dementsprechend schwankt die Zahl der Annuluszellen zwischen 13 und 20; die Sporen — 64 im Sporangium — sind bilateral-nierenförmig und von einem faltigen Perispor umhüllt; ohne Perispor sind sie 40 μ lang.

Stenosemia aurita.

Das Prothallium hat den Bau eines normalen herzförmigen Polypodiaceenprothalliums mit der Meristembucht in der Mitte; am Rand befinden sich einzelne einzellige Drüsenhaare; an mehreren Prothallien fanden sich flächenständige, mehrzellige Drüsenhaare, die sogar zum Teil verzweigt waren (Fig. 13); im Bau der Archegonien und Antheridien zeigten sich keinerlei Besonderheiten, ebensowenig bei der Entwicklung der Keimpflanzen. Erwähnt mag noch werden, daß Sporen auf einer Lösung, die 1‰ Knop und 1‰ Chlornatrium enthielt, gut keimten und normale Prothallien entwickelten. Keimpflanzen fanden sich auf der Wasserkultur nicht. Das stärkehaltige Rhizom ist kurz und aufrecht, im Querschnitt dreieckig; durch die Blattbasen wird die dreieckige Grundform etwas verzerrt; das Gefäßsystem besteht aus einer Dictyostele ohne markständige Bündel. Das Xylem ist beiderseits mit Phloem, ein- bis zweischichtigem Perizykel und Endodermis umgeben; eine Sklerenchymscheide ist nicht vorhanden, doch waren vielleicht die untersuchten Pflanzen zu jung. Das Rhizom ist sehr stärkereich und ebenso wie die verdickten Blattbasen von braunen, bis 0,5 cm langen Schuppen bedeckt. Die Blattspuren lösen sich von der Dictyostele an einer Spitze des Dreiecks, und zwar treten fünf hufeisenförmig angeordnete Bündel, die sich bald mit Sklerenchymscheiden umgeben, in den Blattstiel ein,

1) Die Sporangien sind der Deutlichkeit halber entfernt.

Die Wurzeln sind alle ziemlich dünn und reichlich mit Wurzelhaaren besetzt. Das Gefäßbündel ist von einem Sklerenchymmantel umgeben, dessen Zellwände aber nicht sehr stark verdickt sind. Das Leitbündel selbst besteht aus einem diarchen Xylem, Phloem, einem zweischichtigen Perizykel und Endodermis; nur bei starken Wurzeln ist das Xylem

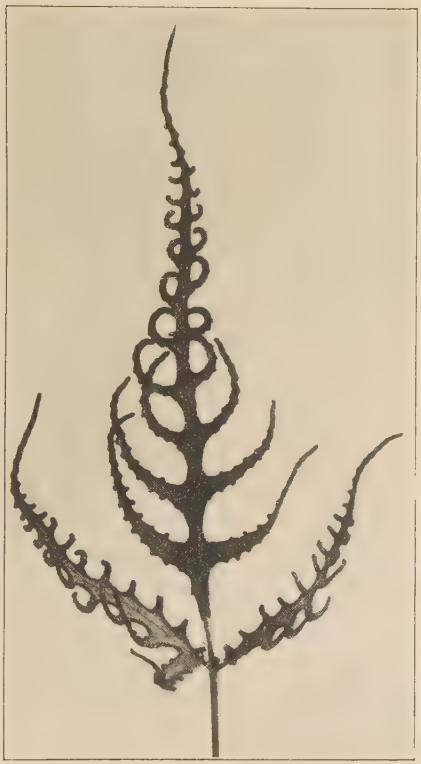

Fig. 15. Stenosemia aurita. Mittelform I.

Fig. 16. Stenosemia aurita. Mittelform II von hinten.

triarch. Interzellularen sind nicht vorhanden. Die sterilen Blätter sind im Umriß drei- oder fünfeckig und bestehen aus einer fiederspaltigen Mittelfieder und zwei ebenfalls fiederspaltigen Seitenfiedern, deren basiskope Seite stark gefördert ist. Die Nerven bilden dicht an der Hauptrippe langgestreckte Maschen, von denen gegen den Blattrand frei mit einer Anschwellung endende Seitenadern abzweigen. An den Fiedern zweiter Ordnung wiederholt sich diese Anordnung; an großen Blättern sind längs der Hauptrippe zwei Reihen von Maschen vorhanden.

Die fertilen Blätter folgen in ihrem Bau demselben Plan, nur sind sie so stark zusammengezogen und dicht mit Sporangien bedeckt, daß von einer Blattspreite nichts zu sehen ist; sie stehen im Gegensatz zu den sterilen Blättern vertikal; die Aderung beschränkt sich auf je eine Seitenader längs der Mittelrippe, die häufig mit dieser in Verbindung

Fig. 17. Stenosemia aurita. Mittelform II von vorn.

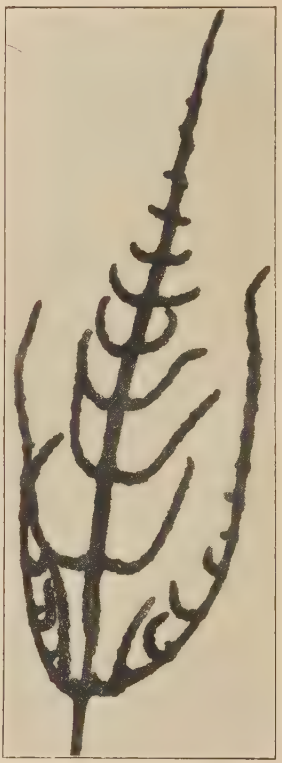

Fig. 18. Stenosemia aurita. Normales Sporophyll.

steht; frei endende Seitennerven fehlen ganz; die Tracheïden sind auffallend kurz und dick. An vielen Pflanzen des Münchner Botanischen Gartens beobachtete ich spontan entstandene Mittelformen von zweierlei Art zwischen sterilen und fertilen Blättern; die einen (Mittelform I, Fig. 15) standen den fertilen näher, die Spreite war zwar ausgebildet aber nur ganz schmal; die Sporangien standen dicht am Rande auf Ober- und Unterseite. Die andere Art (Mittelform II, Fig. 16 und 17) hatte ebenfalls eine mehr- oder weniger stark reduzierte Spreite; die Sporangien

standen hier nur auf der Unterseite über zwei der Mittelader parallelen Nerven. Zwischen diesen Nerven und dem Blattrand fand sich eine flügelartige Wucherung der Blattunterseite, die sich häufig indusiumartig über die Sporangien legte. Sie ist auf Fig. 16 an den Seitenfiedern zu sehen.

Bei beiden Arten von Zwischenformen stand auch die Aderung in der Mitte zwischen der Aderung von assimilierendem Blatt und Sporophyll; die kostalen Maschen waren viel kürzer und weniger regelmäßig; die frei endenden Nerven, wo solche in den Teilen mit breiterer Spreite vorhanden waren, bedeutend kürzer als bei den gewöhnlichen sterilen Blättern; bei der zuerst beschriebenen Zwischenform wurden die Seitennerven durch einen marginalen Nerven verbunden.

Querschnitte durch die Blattspreite der assimilierenden Blätter zeigen eine schwach cuticularisierte Epidermis, deren Zellen auf der Oberseite den Sammelzellen ähneln, also trichterförmig sind; Palisadenzellen fehlen ganz; das sehr lockere Schwammparenchym ist vier- bis siebenschichtig. Die Spaltöffnungen liegen erhöht über den übrigen Epidermiszellen. Auf der Unterseite des Blattes, zahlreicher noch auf der Oberseite, finden sich mehrzellige, unverzweigte, stachelförmige Haare, die, häufig über den Adern, auf einem Komplex erhöhter Zellen stehen. Die Sporangien sind nicht sehr groß, vom Typus der gewöhnlichen Polypodiaceensporangien; der Annulus besteht aus 14—16 schwach verdickten Zellen, das Stomium aus vier, deren Wände überhaupt nicht verdickt sind. In jedem Sporangium sind 64 Sporen; sie sind nierenförmig-bilateral und mit einem faltigen Perispor umgeben; ohne Perispor sind sie 30 μ lang.

Ergrünte Sporangien.

Bei den oben beschriebenen Mittelformen von L. zeylanicus und Stenosemia aurita (Mittelform II) zeigten sich merkwürdige Formen von Sporangien und sporangienähnlichen Auswucherungen der Epidermis, wie sie Fig. 19—25 wiedergeben. Diese Gebilde haben meist einen ziemlich dicken Stiel, der sich aus Zellen aufbaut, die mit ihren gewellten Wänden und reichlichem Chlorophyllgehalt gewöhnlichen Epidermiszellen sehr ähnlich sind; fast in allen Fällen zeigen sich an diesen Stielen Spaltöffnungen. An der Spitze verhalten sich die Stiele, die sich manchmal auch verzweigen (Fig. 21 und 25) verschieden; die einen schwellen kaum merklich kolbenartig an, bei ihnen gleicht das Gewebe an der Spitze dem an der Basis; Spaltöffnungen finden sich auch weit oben (mittlere Verzweigung bei Fig. 21, Fig. 22); bei anderen ist die

kolbenartige Verdickung beträchtlicher (Fig. 19, die seitlichen Zweige von Fig. 21), bei anderen ist sie mit verkümmertem sporogenem Gewebe

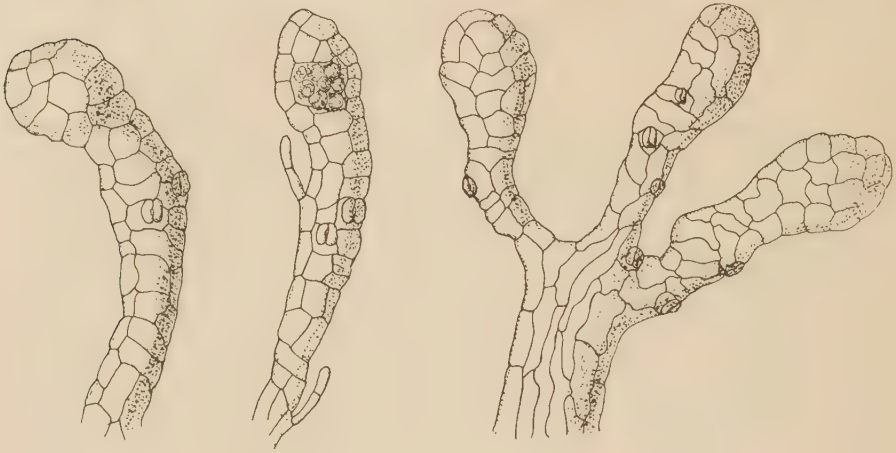

Fig. 19. Fig. 20. Fig. 21.

Fig. 19—21. Stenosemia aurita. Ergrünte Sporangien. Vergr. ca. 100 : 1.

(Fig. 20), bei noch anderen mit gut ausgebildeten Sporen erfüllt und mit einem Annulus versehen (Fig. 23 und 25); Chlorophyll ist nur noch im

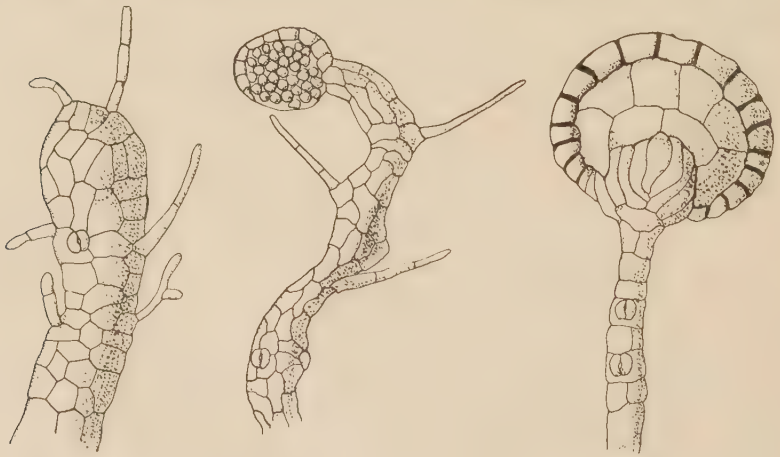

Fig. 22. Fig. 23. Fig. 24.

Fig. 22—24. Leptochilus zeylanicus. Ergrünte Sporangien. Vergr. ca. 100 : 1.

Stiel vorhanden; schließlich finden sich auch ausgebildete Sporangien, deren Stiel etwas stärker ist als der der gewöhnlichen und noch Spalt-

öffnungen und Chlorophyll aufweist (Fig. 24). Der Annulus ist hier verschoben, so daß das Stomium nach unten liegt — eine Eigentümlichkeit, die an das Verhalten der Annuli bei den zuerst auftretenden Sporangien von Acrostichum aureum erinnert. Bei den eben beschriebenen ergrünten Sporangien von Leptochilus zeylanicus treten vielfach mehrzellige Haare auf (Fig. 22, 23, 25), wie sie sich auf dem Petiolus und der Blattunterseite dieser Pflanze häufig finden, nicht aber an den normalen Sporangienstielen. Das Auftreten dieser merkwürdigen Übergangsbildungen mit dem epidermalen Charakter ihrer Zellen, der sich im Vorhandensein von Chlorophyll und dem Auftreten von Spaltöffnungen und Haaren äußert, weist darauf hin, daß der Stiel des Sporangiums und vielleicht auch die Wandzellen dem Gewebe des Blattes angehören, und daß erst mit der Differenzierung des Archespors die neue Generation beginnt; es sprechen dafür ja auch bei noch unreifen Sporangien die deutlich erkennbaren längst bekannten Unterschiede zwischen dem Inhalt der Archesporzellen einerseits und dem der übrigen Sporangienzellen andererseits.

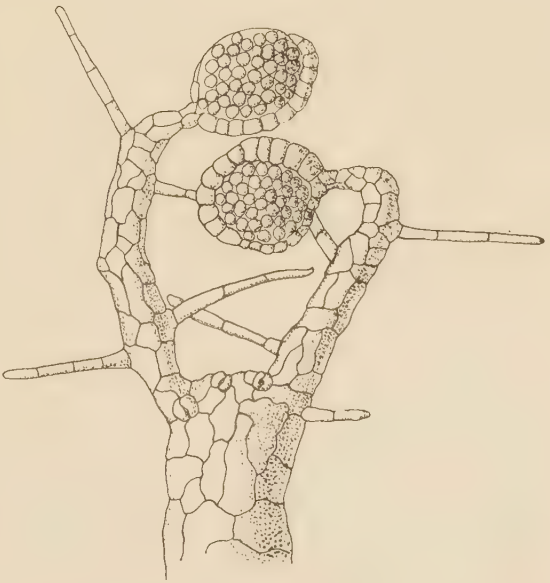

Fig. 25. Leptochilus zeylanicus. Ergrünte Sporangien. Vergr. ca. 100 : 1.

In der vorhergehenden Beschreibung der näher untersuchten Arten ist die Stellung der Sporangien, auf die die Tribus der „Acrosticheen" begründet ist, und die tatsächlich bei mehreren der untersuchten, sonst einander nicht ähnlichen Formen übereinstimmt, außer acht gelassen; es soll darauf später im Zusammenhang eingegangen werden.

Es zeigt sich aber, wie irreführend es ist, ein einziges Merkmal hier systematisierend zu verwerten, wie es eben bei Begründung der

„Acristocheen“ geschehen ist[1]). Ganz abgesehen davon, daß die Stellung der Sporangien nicht bei allen Arten die gleiche ist (wovon später die Rede sein wird), weisen andere Merkmale, wie z. B. Habitus, Anatomie des Stammes und des Petiolus, Gestalt der Sporen, Form der Prothallien, auf Abtrennung einzelner Gruppen hin. Tatsächlich haben ja die modernen Pteridologen die Familie teilweise aufgelöst und die einzelnen Genera anderen Gruppen zugesellt, so Christ und vor allem Diels in den „Natürlichen Pflanzenfamilien“.

Die Stellung der Sporangien ist nun sicherlich ein sehr wichtiges Merkmal für die systematische Gruppierung der Farne, besonders da, wo es sich um deutlich umschriebene Sori von besonderer Form und bestimmter Beziehung zum Adernverlauf handelt. Bei den Formen aber, wo die Sporangien die gesamte Blattunterseite, also auch das Parenchym bedecken, fragt es sich einmal, ob dieser Zustand ein primitiver ist, und, wenn diese Frage verneint wird, ob er sich nicht unabhängig in verschiedenen Gruppen entwickelt haben kann.

Die meisten Pteridologen fassen die Formen mit der „vis prolifica cuticularis universalis“ als abgeleitet auf und stellen sie dementsprechend ans Ende ihrer Systeme; abweichend davon stehen sie am Anfang in Christ's „Farnkräutern der Erde“ und Olaf Swartz's „Synopsis Filicum“, ohne daß jedoch diese Autoren ihrer Meinung, die Acrosticheen seien primitiv, besonders Ausdruck geben. Im Gegenteil spricht sich Christ an anderen Stellen[2]) dahin aus, daß diese Gruppe aufgelöst und anderen zugeteilt werden müsse. Am Anfang des Systems stehen die Acrosticheen auch bei Mettenius in den „Filices Horti Lipsiensis“, hier aber ersichtlich infolge der Überzeugung, daß es sich um ursprüngliche Formen handelt; denn, von den Veränderungen der Nervatur infolge der Fertilität redend, sagt er: „Bei der unvollkommensten Fruchtbildung, dem Sorus der Acrostichaceae, beschränken sich diese Veränderungen im allgemeinen auf unwesentliche Verhältnisse, die bedingt sind durch die verschiedene räumliche Ausbildung der fertilen und sterilen Blätter; die Sporangien nehmen sowohl von der Epidermis über den unveränderten Nerven, wie über dem zwischen denselben

1) Vgl. Christ, Biologische und systematische Bedeutung des Dimorphismus und der Mißbildung bei epiphytischen Farnkräutern, wo es heißt: „Die einseitige Betonung dieses entschieden sekundären Merkmals hat dann bewirkt, daß so lange die wahren Verwandtschaften all dieser acrostichoid flektierenden Gruppen verkannt wurden.“

2) Dimorphismus und Mißbildung bei epiphytischen Farnkräutern, 1907. Revue horticole 1912.

liegenden Parenchym ihren Ursprung . . . . . Einen vorwiegenden Anteil an der Bildung des Sorus der Acrostichaceae nehmen die Nerven erst dann, wenn die Entwicklung auf denselben beginnt und von den Nerven aus über das zwischenliegende Parenchym fortschreitet . . Bei den vollkommenen Fruchtbildungen der Farne sind die Nerven der alleinige Träger der Sporangien . . .“

Als abgeleitete Formen werden Formen mit die Unterseite bedeckenden Sporangien von Hooker, Hooker & Baker, Beddome, Diels, Alderwerelt ans Ende ihrer Systeme gestellt. Prantl hat in seinen Arbeiten über das System der Farne wiederholt[1]) die Acrosticheen als abgeleitet bezeichnet: „Bei den nächstverwandten Gattungen[2]) breiten sich die Sporangien weiter auf den Nerven aus (Allosorus, Cheilanthes, Gymnogramme), und indem sie den Nerven selbst verlassen, stehen sie zuletzt auf der Blattfläche selbst (Acrostichaceen)“. Bower[3]) ist derselben Ansicht und sucht sie auch durch paläontologische Befunde zu stützen: At first sight it might seem probable that the non-soral state was primitive, since it is seen apparently in such early forms as Botryopteris and Myriotheca, and in Osmunda. But there are objections to this as a generalisation; for, in the first place, definitely soral types, such as the Marattiaceae, are quite as well represented in the primary rocks as any non-soral forms: secondly, while Botryopteris itself appears to be non-soral, there is a distinct indication of a disposition of the sporangia around a central point in Zygopteris, while in Corynepteris there are very definitive sori: thirdly, there are among living Ferns clear indications that the soral may pass into the non-soral state: such a progression is suggested in the species of Dipteris, while the condition of Acrostichum and of Platycerium can hardly have been produced in any other way than by spreading of the sporangia of some soral type over an enlarged surface, as is indeed suggested by such genera as Gymnogramme and Hemionitis etc. This is exactly what would be expected as a consequence of indefinite multiplication of parts closely aggregated together, in cases where no biological check determined their exact position. Thus it would seem probable that the soral state is the original condition and the non-soral the derivative, notwithstanding its early appearance“.

1) Prantl, Vorläufige Mitteilungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Farne. Verhandlungen der physik.-med. Gesellschaft in Würzburg 1874. — Ders., Arbeiten aus dem botanischen Garten zu Breslau, Bd. I, Heft 1.

2) Es ist von Pteris cretica die Rede.

3) Origin of a Land Flora, pag. 633.

Nach meinen Untersuchungen an jungen Blättern und Zwischenformen zwischen Tropho- und Sporophyllen muß ich mich den Meinungen der eben zitierten Autoren anschließen, daß nämlich die Verbreitung der Sporangien auf der Blattunterseite von den Nerven ausgeht und von da auf das Parenchym übergreift. Von den lebend zur Verfügung stehenden fruktifizierenden Arten standen die Sporangien normalerweise auf Adern und Parenchym der Blattunterseite bei Acrostichum aureum, Leptochilus cuspidatus, L. heteroclitus, L. decurrens var. Rasamalae; von untersuchtem Herbariummaterial bei einer weiteren großen Zahl von Leptochilus-Arten, bei Stenochlaena marginata, Elaphoglossum-Arten, Cheiropleuria, Platytaenia, Dryostachium, Photinopteris.

Bei der Untersuchung fertiler Blätter auf ganz frühen Stadien, wo die Differenzierung der Sporangien eben begonnen hat, zeigt sich, daß die am weitesten vorgeschrittenen Sporangien immer über den Adern stehen (Fig. 26); zuweilen finden sich auch zwischen den Adern Epidermiszellen, die nicht zu Sporangien werden (auf Fig. 26 zwischen dem äußersten und dem folgenden Nerv); auf älteren Entwicklungsstufen ist ebenfalls das Vorauseilen der adernständigen Sporangien noch deutlich sichtbar, so daß zuweilen sorusartige Gruppen vorhanden sind (Fig. 27 und 28). Auf Fig. 26 sind bei weitem die meisten Epidermiszellen schon zu jungen Sporangien differenziert; um nun beim Wachstum des Blattes für weitere Sporangien Platz zu schaffen, teilt sich häufig die Basalzelle des Sporangiumstieles durch eine zur Oberfläche senkrechte Wand (Fig. 29), so daß gewissermaßen eine neue Epidermiszelle entstanden ist, die nun ihrerseits einem neuen Sporangium Ursprung geben kann oder als gewöhnliche Epidermiszelle zwischen den sporangientragenden bestehen bleibt. Die Fig. 26—29 sind nach Schnitten durch die Blätter von L. heteroclitus und L. cuspidatus gezeichnet; L. decurrens konnte in so jungem Stadium nicht untersucht werden; Acrostichum aureum zeigt ganz ähnliche Verhältnisse, wenn auch die jungen Sporangien über den Nerven hier nicht so auffallend gefördert erscheinen wie bei den abgebildeten Arten.

Noch überzeugender als das Studium der Entwicklungsgeschichte wirkt die Beobachtung von Mittelformen, d. h. im Verhältnis zu den gewöhnlichen Sporophyllen unvollkommen fertilen Blättern. Solche traten wiederholt spontan auf bei L. heteroclitus und L. cuspidatus; bei A. aureum sind sie als die fast an jedem fruktifizierenden Wedel auftretenden, oben beschriebenen „Übergangsfiedern“ normalerweise vorhanden.

Bei diesen Mittelformen folgen die Sporangien immer mehr oder weniger dem Verlauf der Adern. Am deutlichsten wird das, wenn man ein junges Stadium wie das auf Fig. 30 von L. cuspidatus abgebildete betrachtet. Die Sporangien sind noch ganz unentwickelt und hellgrün,

Fig. 26. Leptochilus heteroclitus. Querschnitt eines ganz jungen Sporophylls. Vergr. ca. 55 : 1.

vom Annulus ist natürlich noch nichts zu sehen; sie halten sich durchaus an die Adern und greifen von da aus seitlich nur wenig aufs Parenchym über. Im Zustand der Reife, wenn sich die Stiele gestreckt haben, würden sie natürlich einen weit größeren Raum der Blattfläche zudecken, so z. B.

Fig. 27. Leptochilus heteroclitus. Querschnitt durch ein älteres Sporophyll. Vergr. ca. 55 : 1.

den inneren Raum der rechtsseitigen Adernmasche auf Fig. 30 ganz ausfüllen, ohne daß neue Sporangien entständen. Fig. 31 gibt ein Übergangsblatt, ebenfalls von L. cuspidatus, mit reifen Sporangien, die allerdings zum Teil schon abgefallen sind, so daß nur noch die Stiele

im Querschnitt zu sehen sind; denkt man sich aber über jedem abgebrochenen Stiel eine Sporenkapsel, so würde das Blatt von Sporangien fast ganz bedeckt sein, jedoch ohne daß sie dem Parenchym entsprängen. Einen Querschnitt durch eine ausgewachsene Mittelform von L. heteroclitus zeigt Fig. 32, wo es besonders deutlich wird, daß die Sporangien auf den Adern entspringen und sich seitlich nur in geringem Maße über das Parenchym verbreiten. Übrigens kann man auch an normalen Sporophyllen der Leptochilus-Arten die Tatsache feststellen, daß die adernständigen Sporangien vor den andern gefördert sind; sie werden nämlich früher reif, und so kann man zuweilen auf halbreifen Sporophyllen ein Netzwerk schwarzer, reifer Sporangien sehen, das genau dem Lauf der Adern entspricht, dazwischen die noch unreife grüne Sporenmasse. An den Übergangsfiedern von A. aureum sind die zuerst auftretenden Sporangien ebenfalls an den Verlauf der Nerven gebunden, ja sogar die typischen mit oder vor den Sporangien erscheinenden Schutzhaare folgen den Adern.

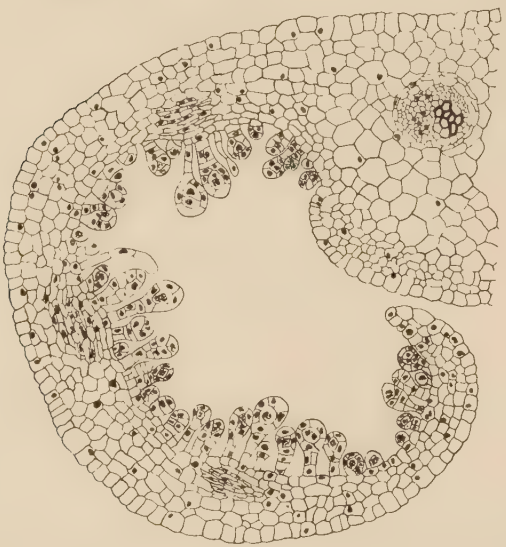

Fig. 28. Leptochilus cuspidatus. Sporophyll quer geschnitten. Vergr. ca. 55 : 1.

Fig. 29. Leptochilus cuspidatus. Sporophyll quer. Stärker vergrößert. *S* Sporangium, dessen Basalzelle sich geteilt hat.

Obwohl auf die normale Stellung der Sporangien bei Stenosemia aurita und L. zeylanicus erst später eingegangen werden soll, sei doch hier auf die schon oben beschriebenen Mittelformen hingewiesen. Bei

L. zeylanicus wurden die Mittelformen künstlich erreicht durch Entfernung aller ausgewachsenen sterilen Blätter zu einer Wachstumsperiode, wo man annehmen konnte, daß die Anlagen zu fertilen Blättern da seien; es zeigten sich auch an der einen Versuchspflanze nach einiger Zeit die erwarteten Mißbildungen, sogar wiederholt; spontan waren sie nie aufgetreten; die Sporangien standen auf den der Mittelrippe parallel laufenden Stücken der kostalen Maschen (Fig. 14*B*). Bei Stenosemia, wo die Fruktifikation sich normalerweise auch auf das Parenchym erstreckt, war bei der Zwischenform mit randständigen Sporangien (s. pag. 230) ein marginaler Verbindungsnerv ausgebildet; bei dem anderen Typus von Mittel-

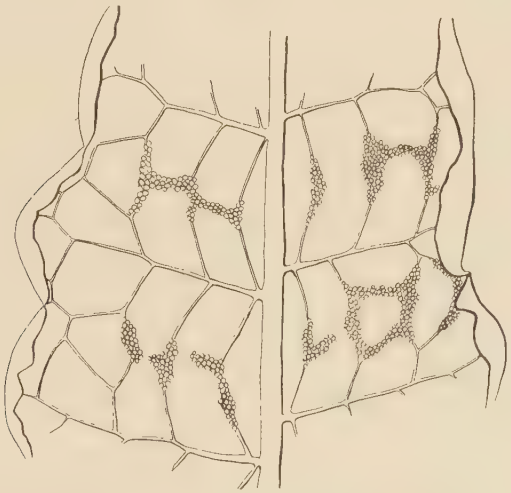

Fig. 30. Leptochilus cuspidatus. Mittelform mit noch unreifen Sporangien. Vergr. ca. 8 : 1.

form, der Sporangien nur auf der Unterseite zeigte, standen diese immer über den Adern. Aus dem Gesagten geht also hervor, daß die Sporangien selbst da, wo sie auf dem Parenchym stehen, ontogenetisch und wahrscheinlich phylogenetisch in Beziehung zum Verlauf der Adern stehen; somit liegt die Annahme nahe, daß ein Übergreifen der Sporangien auf das Parenchym nicht bloß am Ende einer, sondern verschiedener Entwicklungsreihen stattfand; das bedeutet also, daß die Acrosticheen aufgelöst und an verschiedene Stellen des Systems gestellt werden müssen, wie es Diels getan hat. Sehr gestützt würde diese Annahme, wenn auch in anderen Familien ein Übergreifen der Sporangien aufs Parenchym sich nachweisen ließe, und das ist tatsächlich der Fall.

Bei den Adianten stehen die Sporangien gewöhnlich auf den Nerven der ungeschlagenen Läppchen des Blattrandes, bei einigen Arten, nach Mettenius und Copeland bei A. affine (= A. diaphannum) und A. pubescens (= A. hispidulum), stehen sie jedoch auch auf dem Parenchym dieser Läppchen außerhalb der Nerven. Adiantum macrophyllum ist eine Spezies, bei der normalerweise die Sporangien auf die Adern beschränkt sind — ich fand jedoch an einem jungen Blatt ein fertiles Läppchen, an dem deutlich zu sehen war, daß einzelne Sporangien

Fig. 31. Leptochilus cuspidatus. Mittelform mit reifen Sporangien. Vergr. ca. 8:1.

auf dem Parenchym zwischen den Nerven ihren Ursprung nahmen (Fig. 33).

Auch bei der Gattung Dryopteris, Subgenus Meniscium, speziell an der Art D. reticulata und D. reticulata var. macrophylla läßt sich ein Übergreifen der Sporangien auf das Parenchym verfolgen. Gewöhnlich stehen hier die Sporangien in runden Soris an der Stelle, wo zwei Seitenadern zweiter Ordnung sich treffen; an einigen Exemplaren sieht man, daß die Sori länglich geworden sind, indem sie sich längs der Adern ein Stück hinabziehen. An noch anderen Exemplaren ist die ganze Blattunterseite mit Sporangien bedeckt, und zwar hat es nicht nur den Anschein, wie man vermuten könnte, dadurch, daß die langgestielten adernständigen Sporangien sich auf das Parenchym hinüberlegen, sondern

es zeigt sich bei mikroskopischer Untersuchung, daß die Sporangien dem Parenchym selbst aufsitzen. Auch bei Aspidium Griffithii fand ich an allen Exemplaren des Münchener Herbariums widerholt einzelne Sporangien auf dem Parenchym, in der Mitte der von den Adern gebildeten Maschen.

Man sieht also, daß ein Übergreifen der Sporangien auf das Parenchym in einander fremden Gattungen unabhängig stattgefunden hat. Das Zustandekommen von linearen Soris, wie sie die Pteridinae haben, konnte ich an einer Keimpflanze von Pteris ensiformis beobachten. Bei dieser Art fruktifiziert schon das dritte Blatt der Keimpflanze, wenn auch nicht

Fig. 33. Adiantum macrophyllum. Fertiler Blattlappen mit Sporangien auf dem Parenchym.

so ausgiebig wie die späteren Sporophylle; aber deshalb läßt sich gerade die Entwicklung des Sorus gut verfolgen. An einem solchen ersten Sporophyll war der für Pteris charakteristische intramarginale Verbindungsstrang zwischen den Aderenden noch nicht ausgebildet, noch fanden sich Sporangien zwischen den Aderenden; ebensowenig war der Blattrand als Indusium umgeschlagen. Die wenigen Sporangien standen vielmehr entweder ganz einzeln oder in Gruppen bis zu vier an den Enden der Adern, die sich büschelförmig nach beiden Seiten ausbogen; in einzelnen Fällen war eine solche Gruppe von dem umgebogenen Blattrand ein wenig überdacht. Auf etwas später entstandenen jüngeren Sporophyllen waren die seitlich umgebogenen Enden

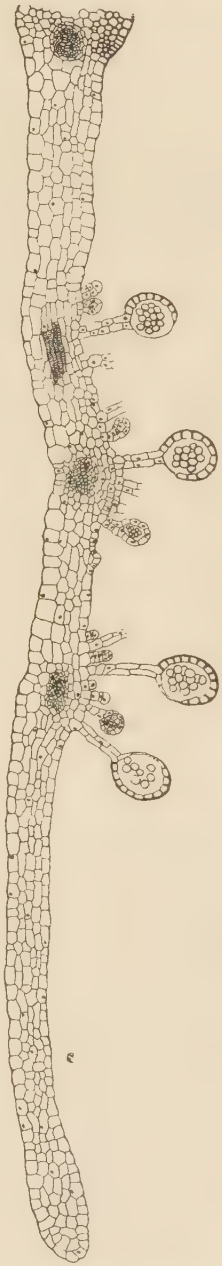

Fig. 32. Leptochilus heteroclitus. Blattquerschnitt durch eine ausgewachsene Mittelform. Vergr. ca. 27 : 1.

des Adernbüschels denen der nächsten Ader schon vielmehr entgegen gekommen; mit ihnen hatten sich die Sporangien ausgebreitet; auf noch späteren Sporophyllen hatten sich die seitlich umgebogenen Enden zweier benachbarter Adern vereinigt, so daß der marginale Verbindungsstrang hergestellt war; auch die Sporangien bildeten nun eine kontinuierliche Reihe und der umgeschlagene Blattrand funktionierte als Indusium. Wenn man also aus dem Verhalten der Keimpflanze von Pteris ensiformis schließen darf, daß sich der lineare Sorus aus dem punktförmigen entwickelt hat, wenn man weiterhin annimmt, daß vom linearen Sorus aus die Sporangien auf das Parenchym übergegriffen haben, wie es tatsächlich bei Adiantum und Dryopteris Subgenus Meniscium der Fall ist, so kommt man zu der Art der Fruktifikation, wie sie die Acrosticheen zeigen.

Übersieht man die Beschaffenheit der einzelnen beschriebenen Formen, so fällt zunächst ins Auge, wie wenig Acrostichum aureum mit allen anderen Spezies übereinstimmt. Es verhält sich abweichend inbezug auf den äußeren Habitus, Anatomie des Stammes (Solenostelie gegenüber Dictyostelie), Gefäßbündelverlauf im Petiolus (komplizierte Anordnung zahlreicher Bündel gegenüber einfacher hufeisenförmiger weniger Bündel), Ausbildung der Wurzeln (di-, hex- oder dodecarches Xylem, im Parenchym zahlreiche Interzellularen gegenüber di- oder triarchen Wurzeln mit dichtem Parenchym) Aderung des Blattes (hexagonale Maschen gegenüber regellosen Maschen mit oft freien Äderchen), Sporangienschutzapparat (Ausbildung besonderer Schutzhaare bei A. aureum), Größe des Sporangiums (0,4 × 0,3 mm bei A. aureum gegenüber 0,2—0,3 × 0,16—0,23 mm bei Leptochilus-Arten), Gestalt und Größe der Sporen (tetraedrische nackte 60 μ große Sporen gegenüber bilateralen nierenförmigen mit Perispor versehenen 30—40 μ langen; Fig. 34), Größe und Gestalt des Prothalliums (relativ große unregelmäßig gelappte Prothallien mit seitlichem Meristem gegenüber kleineren herzförmigen, die das Meristem in der Herzbucht haben). Übereinstimmung mit Leptochilusarten zeigt sich nur darin, daß die Sporangien hier wie da auf dem Parenchym stehen; aber wie wir sahen, ist dieses Merkmal kein derartiges, daß man eine Familie darauf gründen könnte. Es ist also die Abtrennung des Acrostichum aureum durchaus gerechtfertigt und notwendig. Nur möchte ich noch einen Schritt weitergehen als Diels und Acrostichum von der Beziehung zu Elaphoglossum loslösen, mit dem es augenscheinlich ebensowenig zu tun hat, wie mit Leptochilus. Christ hat in seiner Monographie wahrscheinlich gemacht, daß Elaphoglossum zu Gymnogramme (nach C. Chr. - Syngramme) und Syngramme in Beziehung

steht — also nimmt er für Elaphoglossum eine ähnliche Ableitung an, wie oben für Leptochilus getan wurde. Daß Trachypteris wegen der nur Maschen aufweisenden Aderung und der gefiederten fertilen Spreite eine Übergangsform zwischen den Elaphoglossen und A. aureum bildet, wie Christ annimmt, kommt mir nicht sehr wahrscheinlich vor; meiner Ansicht nach hat Diels diese Form mit Recht mit Elaphoglossum vereinigt; der von den übrigen Elaphoglossen abweichenden Aderung trägt er dadurch Rechnung, daß er die Spezies als E. aureonitens eine eigene Sektion bilden läßt, ebenso wie das ebenfalls mit Adernmaschen versehene Elaphoglossum crinitum.

Die Anknüpfung des A. aureum an andere Formen läßt sich vielleicht durch A. praestantissimum vermitteln. Diese Art, besonders die Exemplare, an denen die Sporangien in Streifen längs des Randes stehen, zeigt im Habitus eine auffallende Ähnlichkeit mit Pteris splendens; freilich sind an solchen Exemplaren meist auch Fiedern vorhanden, die ganz mit Sporangien bedeckt sind, wodurch sich die Zugehörigkeit zu Acrostichum erkennen läßt. In den Herbarien finden sich häufig Exemplare von A. praestantissimum als Pteris bestimmt, so z. B. ein Original von Baker als Pteris dominicensis. Auf diesem Irrtum Bakers beruht wohl auch Christs Anmerkung zu Pteris splendens[1]), daß sich auf den Antillen eine schmälere schlaffere Form mit sehr breiten Sori, P. Dominicensis Bak., finde. In Wahrheit handelt es sich um A. praestantissimum. Die Ähnlichkeit mit Pteris splendens — besonders mit breitblätterigen Exemplaren — beruht auf der Übereinstimmung im Bau der Blattwedel; beide Farne haben große einfach gefiederte Blätter, die Fiedern sind ganzrandig, eiförmig-lanzettlich, die Aderung besteht hier wie dort aus einer Mittelrippe und hexagonalen Maschen. Die Sporangien sind bei Pteris splendens auf einen intramarginalen Verbindungsnerv beschränkt und vom umgeschlagenen Blattrand bedeckt. Bei vielen Fiedern von A. praestantissimum finden sich die Sporangien ebenfalls nur am Blattrand, freilich nehmen sie da einen ganzen Teil des Parenchyms ein und darin besteht der wesentliche Unterschied von Pteris; der Blattrand ist hier aber ebenfalls indusiumartig umgeschlagen. An der Spitze einer fertilen Fieder mit randlicher Fruktifikation von A. praestantissimum war übrigens dasselbe Verhalten der Sporangien und Adern zu beobachten wie es oben von Pteris ensiformis beschrieben wurde. Ganz an der Spitze war der dem Rande parallele Kommissuralnerv noch nicht ausgebildet, die Seitenadern spalteten sich nur büschelförmig

1) Farnkräuter der Erde, pag. 170.

auf; etwas weiter unten hatten sich die Enden der Seitenadern umgebogen und einander genähert und waren schließlich zu einem Kommissuralnerv verschmolzen, auf dem die Sporangien — die hier nicht erst einzeln auftraten — in Reihen standen; weiter unten traten sie dann auf einen breiteren randlichen Streifen des Parenchyms über; an manchen Fiedern von A. praestantissimum bedecken sie sogar die gesamte Blattunterseite; der Unterschied zu A. aureum liegt dann in der Verschmälerung der fertilen Fiedern. Auch in der Gestalt und Größe der Sporen stimmen die beiden Acrostichum-Arten mit Pteris splendens überein.

Es ist also nicht unwahrscheinlich, daß dieser isolierte Typus in Beziehung zu Pteris zu bringen wäre; A. praestantissimum würde den Übergang von Pteris zu A. aureum vermitteln. Als analogen Fall kann man die Beziehungen zwischen Taenitis und Platytaenia anführen; bei der ersteren stehen die Sporangien auf dem von einem Kommissuralnerv durchzogenen flachen Receptaculum in der Mitte zwischen Rippe und Rand, während sie bei Platytaenia das gesamte Parenchym der Blattunterseite einnehmen. In der Gestalt der Sporen und Paraphysen sowie vor allem im vegetativen Gesamthabitus stimmen beide Formen überein.

Es hätte also sowohl bei Pteris-Acrostichum wie bei Taenitis-Platytaenia ein Übergreifen der Sporangien von einem umschriebenen Bezirk aus auf das gesamte Parenchym stattgefunden, ein Vorgang, der nach der obigen Ausführung durchaus wahrscheinlich ist.

Auf Grund der hexagonalen Adernmaschen sind Acrostichum und Platytaenia manchmal zusammengestellt worden, so von Presl, Hooker, Hooker und Baker; Fée faßt das A. praestantissimum und Platytaenia zu dem Genus Neurocallis zusammen mit dem „Charakter essentialis“: Nervillis reticulatis maculas hexagonas appendiculatas formantibus—frontibus pinnatis diplotaxibus, heteromorphis. Auf die Diplotaxie (Trennung der fertilen von den sterilen Blättern) und die Heteromorphie der Blätter legt er besonderes Gewicht; sie veranlaßt ihn dazu, die beiden Acrostichum-Arten in verschiedenen Gattungen unterzubringen. Gleichwohl beschreibt er eine Mittelform von A. praestantissimum: „nous avons sous les yeux une fronde stérile, dont un grand nombre de frondules se sont métamorphosées en fertiles; elles paraissent un peu plus larges que dans l'état normal.“ Angesichts dieser und zahlreicher an anderen Farnen beobachteten Übergangsformen erscheint eine generische Trennung der beiden Acrostichum-Arten durchaus nicht am Platz; ob zu Platytaenia eine nähere Beziehung besteht, ist mir ebenfalls fraglich; in seinem äußeren Habitus ist dieser Farn so viel

zierlicher als Acrostichum. Die Aderung und die Gestalt der Sporen ist freilich dieselbe. Nicht ausgeschlossen erscheint es, daß Taenitis und Pteris zusammenhängen, und daß dann von der ersten Platytaenia, von der letzten Acrostichum sich ableitet.

Auch Dryostachium und Photinopteris, die von manchen Autoren wegen der die Unterseite mehr oder weniger vollständig bedeckenden Sporangien als Acrosticheen beschrieben wurden, lassen sich von Formen mit Sorusbildung ableiten. So fand ich an einer fertilen Fieder von Photinopteris, die an der Spitze steril wurde, daß die Sporangien beim Übergang des fertilen Teils in den sterilen Teil den Adern folgten. Die auffallende Übereinstimmung im Habitus von Dryostachium mit Polypodium-Arten, vor allem mit Polypodium Meyenianum, rechtfertigt die Stellung der Form zu den Polypodien, welche Diels und Christ ihr gegeben haben, durchaus. Diese Übereinstimmung erstreckt sich nicht nur auf die Gestalt der Blätter, sondern auch auf die Aderung und die Gestalt der

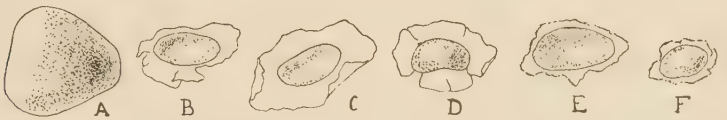

Fig. 34. Sporen. *A* Acrostichum aureum. *B* Leptochilus cuspidatus. *C* L. heteroclitus. *D* L. decurrens var. Rasamalae. *E* L. zeylanicus. *F* L. Stenosemia aurita. Vergr. ca. 250 : 1.

Sporen, die nierenförmig und ohne Perispor sind. Der Unterschied liegt darin, daß P. Meyenianum runde Sori trägt, im Gegensatz zu Dryostachium, wo die Sporangien entweder in viereckigen Komplexen zwischen zwei Seitenadern auf der Blattfläche stehen, oder sie auch ganz bedecken. Die Blattunterseite der schmalen fertilen Fiedern ist auch bei Photinopteris bedeckt, eine Abgrenzung in viereckige Polster wie bei Dryostachium findet sich hier nicht. Photinopteris weicht von Dryostachium und P. Meyenianum hauptsächlich dadurch ab, daß die Fiedern kurze, am Grunde geöhrte Stiele haben; die Aderung und die Gestalt der Sporen stimmt mit den beiden genannten Gattungen überein.

Sehr gut läßt sich auch die Ausbreitung der Sporangien auf das Parenchym von einem deutlichen Receptaculum aus innerhalb der Gattung Stenochlaena beobachten. St. gracilis, ebenso St. tenuifolia (Fig. 35*A*), hat ein deutliches schmales, von einem Adernbündel durchzogenes Receptaculum; bei St. Pittieri hat es sich schon etwas verflacht und verbreitert (Fig. 35*B*), noch mehr bei St. palustris (Fig. 35*C*); bei St. marginata (Fig. 35*D*) kann man von einem eigentlichen Recepta-

culum kaum mehr sprechen; die Sporangien stehen hier auf dem Teil der Blattunterseite, der zwischen Mittelrippe und umgeschlagenem Blattrand liegt, unterschiedslos über Adern und Parenchym. Eine parallele Entwicklung findet sich innerhalb des Genus Blechnum, worauf schon Mettenius[1]) hinweist. Er stellt, von B. capense ausgehend, eine Reihe auf, innerhalb derer sich die Sporangien von einzelnen Soris bis aufs

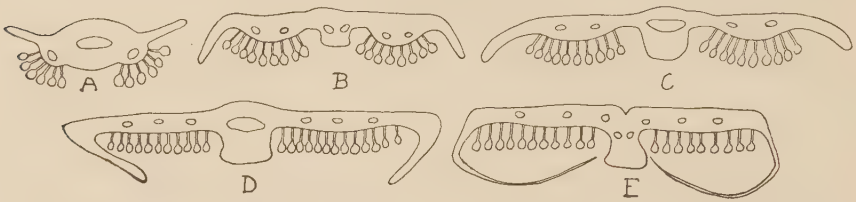

Fig. 35. Schematische Darstellung von Querschnitten durch Sporophylle von Stenochlaena und Blechnum, die Stellung der Sporangien zeigend. *A* St. gracilis. *B* St. Pittieri. *C* St. palustris. *D* St. marginata. *E* Bl. Patersoni.

„Indusium" ausbreiten. Bei B. capense ist der anscheinend ununterbrochen längs verlaufende Sorus, wie sich bei mikroskopischer Untersuchung auf Längsschnitten zeigt, in Einzelsoris aufgelöst; auch das Indusium ist dementsprechend eingeschlitzt. Bei anderen — den meisten — Blechnum-Arten stehen die Sporangien auf einem fortlaufenden Receptaculum parallel zur Mittelrippe, bei noch anderen, z. B. B. Pater-

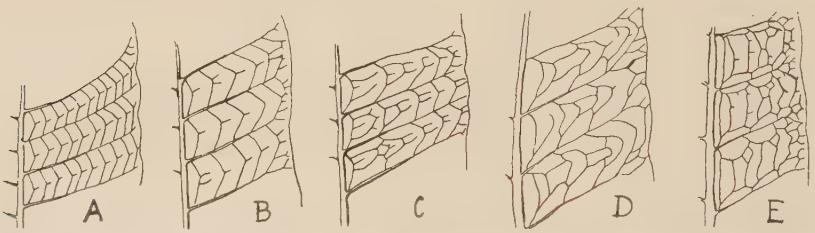

Fig. 36. Aderung von Dryopteris und Leptochilus. *A* D. urophylla (Meniscium). *B* L. subcrenatus. *C* L. scalpturatus. *D* L. heteroclitus, steril. *E* L. heteroclitus, fertil. Vergr. ca. 2 : 1.

soni, stehen sie auf der ganzen Blattfläche. Vergleicht man die Querschnitte durch die fertile Fieder von St. marginata (Fig. 35*D*) mit einem Querschnitt von B. Patersoni (Fig. 36*E*), so ist ein prinzipieller Unterschied in der Stellung der Sporangien nicht vorhanden; hier wie da stehen sie auf einem von Adern durchzogenen Teil der Blattunterseite; bei Blechnum ist der umgeschlagene Blattrand viel mehr als Indusium

1) Filices Horti Lipsiensis, pag. 61.

ausgebildet, er ist einschichtig und bedeckt die Sporangien weit mehr als der mehrschichtige Blattrand von Stenochlaena; dieser Unterschied berechtigt aber wohl kaum zu der Abtrennung der Stenochlaena von Blechnum, wie sie oft durchgeführt wurde. Diese beiden Genera stimmen in der Gestalt der Blätter und besonders in der typischen Aderung der sterilen Blätter so sehr überein, daß ihre auch von Diels angenommene Verwandtschaft wohl zweifellos ist, zumal ja, wie oben gezeigt wurde, auch die Stellung der Sporangien bei einigen Arten beider Genera die gleiche ist; auch die Gestalt der Sporen (nierenförmig, ohne Perispor) beider Gattungen ist die gleiche. Ob Stenochlaena (und, nach meinen obigen Ausführungen, damit auch eventuell Blechnum) an Asplenium anzuschließen ist, wie Christ[1]) meint, muß ich dahingestellt lassen. Christ's Vermutung gründet sich auf das Vorkommen von Aphlebien bei Stenochlaena, mehr oder minder fein zerteilten Wasserblättern, die manchmal direkt in normale Blätter übergehen (s. Fig. 96*d* in den „Farnkräutern der Erde"). Das Seltsame ist, daß diese den normalen sterilen Fiedern gleichen, aber an den senkrecht zur Mittelrippe verlaufenden Adern Sporangien tragen, also sich asplenoid verhalten. Man müßte dann annehmen, daß der längs der Mittelrippe verlaufende Sorus des normalen Stenochlaenasporophylls dadurch zustande käme, daß die von der Mittelrippe sich abzweigenden Nerven sich zunächst dichotom teilten. Die mehr oder minder parallel zur Mittelrippe verlaufenden Äste würden sich schließlich vereinigen und die Sporangien würden sich auf diese Teile beschränken. Bei Stenochlaena konnte ich keine Spuren eines solchen Verhaltens entdecken, wohl aber ließe sich ein derartiges Zustandekommen des der Mittelrippe parallelen fertilen Nerven an einigen Blechnum-Arten erläutern. Da es mir an Material solcher Wasserblätter und asplenoiden Fiedern von Stenochlaena fehlt, muß ich diese Frage unentschieden lassen.

Daß auch das Genus Leptochilus sich ableitet von Arten mit Sorusbildung wird durch die beobachteten Mittelformen, wo die Sporangien den Adern folgen, sehr wahrscheinlich. Solche Mittelformen scheinen sehr häufig zu sein; traten doch an den wenigen Pflanzen von Leptochilus cuspidatus und L. heteroclitus im Münchener Botanischen Garten im Laufe von 1½ Jahren wiederholt welche auf. Für einzelne Spezies scheint dies Auftreten von Zwischenformen typisch zu sein; für L. heteroclitus z. B. wird es von den meisten modernen Verfassern angegeben (Christ, Clarke, Beddome, Diels). Bei L. scalpturatus sind die

1) Geographie der Farne, pag. 223.

Mittelformen scheinbar so häufig, daß man eine Varietät gebildet hat, bei der die Sporangien dem Verlauf der Adern folgen (L. scalpturatus var. deltiger). Auch an Herbarium-Material, von dem mir doch meistens nur ein oder zwei Exemplare einer Art zur Verfügung standen, fand ich Übergangsformen; so bei L. acrostichoides und L. Lindigii. Für Gymnopteris variabilis (= L. decurrens) gibt Beddome an: „Fertile fronds contracted and narrow, normally entirely covered with sori but in some cases the braoder fronds are dotted all over with large polypodioid sori." Ebenso sagt er von Gymnopteris variabilis var. lanceolata (= L. lanceolatus): . . . „at other times the seeding is punctiform or grammitoid".

Es ist meines Erachtens wahrscheinlich, daß man die als Leptochilus zusammengefaßten Arten nicht nur von einem „acrostichoid flektierenden" Typus ableiten kann; schon äußerlich lassen sich unter den Leptochilen zwei verschiedene große Gruppen leicht trennen: die eine, kleinere, hat ungeteilte ovale Blätter, die andere, bei weitem umfassendere, hat fiederspaltige oder gefiederte Blätter; auch das Vorhandensein des Perispors ist für die zweite Gruppe (mit nur ganz wenigen Ausnahmen) charakteristisch, während die Leptochilen der ersten Gruppe nackte Sporen haben. Die Gruppe mit gefiederten Blättern läßt sich ungezwungen ableiten von Dryopteris Subgenus Meniscium. Bei D. urophylla und D. reticulata stehen die runden Sori auf den Verbindungsstellen zweier Seitennerven zweiter Ordnung; häufig aber, besonders bei D. reticulata, breiten sie sich längs der Nerven aus, so daß solche fertile Blätter den oft erwähnten Zwischenformen von Leptochilus-Arten ganz ähnlich sind; auch ein Übergreifen auf das Parenchym findet, wie oben erwähnt, nicht selten statt. Besonders überraschend ist die Übereinstimmung mit L. subcrenatus und scalpturatus. Bei diesen Spezies (Fig. 36 *B*, *C*) findet sich nämlich ein Übergang von der typischen Meniscium-Aderung (Fig. 36 *A*) zu der für viele Leptochilen charakteristischen Aderung des L. heteroclitus (Fig. 36 *D*). Es läßt sich also bezüglich der Nervatur von Dryopteris Subgenus Meniscium über L. subcrenatus und L. scalpturatus zu L. heteroclitus eine Reihe mit fortschreitender Komplizierung finden. Diese Komplizierung findet auch, sogar noch weitgehender, in den fertilen Blättern statt (Fig. 36 *E*), und wenn man annimmt — wie oben wahrscheinlich gemacht wurde — daß die Sporangien mit den Adern wandern, so ergibt sich eine größere Dichte der Sporangien bei Blättern mit dichterer Nervatur von selbst; ein Übertreten der Sporangien auf das Parenchym, das nun in viele sehr kleine Inselchen zerlegt ist, erklärt sich um so leichter. Leider fehlte es mir an lebendem Material von Dryopteris reticulata, so daß ich weder

die Anatomie des Rhizoms untersuchen noch Prothalliumkulturen anlegen konnte.

Leptochilus von gymnogramme-, onychium- und hemionitisähnlichen Formen abzuleiten, erscheint mir aus manchen Gründen nicht so richtig; einmal fand ich bei diesen Genera kein gelegentliches Übergreifen der Sporangien auf das Parenchym; dies kann natürlich vorkommen, denn ich untersuchte nur eine beschränkte Zahl von Exemplaren; jedenfalls ist es aber hier weniger häufig als bei den anderen angeführten Gattungen. Der äußere Habitus erinnert gleichfalls wenig an Leptochilus, und die Sporen dieser Art sind tetraedrisch und nackt im Gegensatz zu den nierenförmigen mit Perispor versehenen Sporen bei Leptochilus und Dryopteris Subgenus Meniscium.

Die Leptochilus-Formen mit ovaler Blattspreite und Sporen ohne Perispor sind nach Beddome, der in Indien reichliches lebendes Material beobachtete, äußerst variabel. An dem einzigen mir lebend zur Verfügung stehenden Exemplar dieser Leptochilus-Gruppe, einem L. decurrens var. Rasamalae, traten keine Abnormitäten auf. Beddome gibt jedoch fast bei jeder Spezies an, daß entweder die fertilen Blätter nur unvollständig mit Soris bedeckt sind, oder daß die fertile Spreite an der Spitze zusammengezogen ist usw. So sagt er von Gymnopteris variabilis (= Leptochilus decurrens), daß sich manchmal Sporophylle finden, „dotted all over with large polypodioid sori", ebenso von L. lanceolatus, daß die Sori zuweilen „punctiform or grammitoid" seien. Diese Tatsache, verbunden mit der großen Übereinstimmung dieser Leptochilen in Habitus, Blattform, Aderung, Sporen, Schuppen mit manchen Polypodium-Arten (P. hemionitideum, P. membranaceum) macht eine Ableitbarkeit von Polypodium nicht unwahrscheinlich. Ein Übergreifen der Sporangien auf das Parenchym findet ja auch bei einigen Polypodien, z. B. P. pedunculatum, statt. Unter den bei Gymnopteris (= Leptochilus) häufigen Anormalitäten führt Beddome an, daß sterile Spreiten an der Spitze kontrahiert und mit Sporangien bedeckt seien, wie es die Regel ist für Hymenolepis; er sagt, man könne solche Blätter beider Arten, losgetrennt von ihren Rhizomen, nicht unterscheiden, und beschreibt Hymenolepis direkt als Gymnopteris spicata; eine Verwandtschaft beider Arten ist wohl anzunehmen, da sie auch in Bezug auf Habitus, Aderung und Sporenausbildung übereinstimmen; freilich ist bei Hymenolepis ein Receptaculum vorhanden; aber dies bedingt ja keinen prinzipiellen Unterschied, wie die Genera Stenochlaena und Blechnum zeigen. Nun ist es interessant, daß auch bei manchen Polypodium-Arten (P. Hoyaefolium, P. rhynchophyllum) die Blätter

leicht zusammengezogen sind und nur an der Spitze fruktifizieren, freilich in deutlichen Soris. Es erscheint also auch über Hymenolepis eine Anknüpfung an die Polypodien möglich.

In der beigegebenen Tabelle versuche ich einige Übersicht in das Genus Leptochilus zu bringen, insoweit es mir als Herbarium-Material erreichbar war. Innerhalb der zwei Hauptgruppen, die ich für natürliche halte, kann eine Gliederung bei so unvollständigem Material, wie mir zur Verfügung stand, nur der gröberen Orientierung dienen, zumal an Stellen, wo die einzelnen Arten einander so decken, wie es z. B. bei 2, III, C*b* der Fall ist; es scheint nach den mir vorliegenden, allerdings vereinzelten Herbarium-Exemplaren möglich, einige Arten dieser Abteilung zusammenzuziehen.

Gliederung des Genus Leptochilus.

1. Abteilung. Blätter oval, ungefiedert; Sporen ohne Perispor.
   - I. Fertile Blätter dieselbe Form wie die sterilen, nur kleiner.
     - L. gaboonensis.
     - L. Zollingeri.
   - II. Fertile Blätter linear.
     - A. B. sehr klein.
       - L. minor.
       - L. normalis.
     - B. B. groß.
       - L. axillaris,
       - L. decurrens.
       - L. lanceolatus.
       - L. metallicus.

2. Abteilung. Blätter gefiedert oder fiederspaltig.
   - I. B. fiederspaltig.
     - A. Nerven hexagonale Maschen bildend,
       - L. fluviatilis.
     - B. Adern große Vierecke bildend mit kleineren Maschen und freien Äderchen.
       - a) Sporen nackt,
         - L. tricuspis,
         - L. varians.
       - b) Sporen mit Perispor,
         - L. Harlandii,
         - L. Hollrungii.

II. B. gefiedert, oberste Fieder fiederspaltig; Sporen mit Perispor.

A. Adermaschen ohne freie Äderchen.

a) Oberste Fieder zweispaltig,

L. auriculatus.

b) Oberste Fieder mehrspaltig.

1. Blattrand tief eingeschnitten,

L. umbrosus.

2. Blattrand flach gelappt,

L. Naumanni,

L. sagenioides.

3. Blattrand gezähnt,

L. opacus.

B. Adermaschen mit freien Äderchen.

a) Blattrand ganz.

1. Fiedern kurz und breit,

L. Laurentii.

2. Fiedern lang und schmal,

L. Hendeloti.

b) Blattrand eingeschnitten.

1. Adernmaschen sehr langgestreckt,

L. quoyanus.

2. Adernmaschen gedrungener,

L. alienus,

L. cuspidatus.

III. Blätter gefiedert.

A. Fiedern ganzrandig.

a) Fiedern sehr groß und im Verhältnis zur Länge ziemlich breit.

1. Adermaschen mit freien Äderchen,

L. nicotianifolius.

2. Adermaschen ohne freie Äderchen,

L. diversifolius.

b) Fiedern im Verhältnis zur Länge schmäler, Endfieder proliferierend.

L. subcrenatus,

L. scalpturatus,

L. heteroclitus.

c) Fiedern sehr schmal.

L. salicinus.

B. Fiedern tief gelappt.
a) Adernmaschen ohne freie Äderchen,
L. Taylori.
b) Adernmaschen mit freien Äderchen,
L. prolifer.
C. Fiedern leicht eingebuchtet.
a) Maschen ohne freie Äderchen,
L. Lindigii,
L. guianensis.
b) Maschen mit freien Äderchen,
L. acrostichoides,
L. crenatus,
L. Bernoulli,
L. serratifolius,
L. virens.

Bei allen untersuchten Leptochilus-Arten fand ich die oben beschriebene Stellung der Sporangien, mit Ausnahme von L. zeylanicus. Makroskopisch scheint die Unterseite der schmalen linearen Sporophylle mit Ausnahme des Mittelnerven und des Blattrandes ganz mit Sporangien bedeckt; Querschnitte zeigen jedoch, daß ein Receptaculum vorhanden ist, das auf beiden Seiten der Mittelrippe parallel verläuft und von je einer Ader durchzogen ist, die von Zeit zu Zeit mit dem Mittelnerven anastomosiert (Fig. 37). Auf diesem Receptaculum sind die Sporangien

Fig. 37. Leptochilus zeylanicus. Querschnitt durch ein fertiles Blatt. Vergr. ca. 38 : 1.

inseriert und da sie ziemlich langstielig sind, bedecken sie in reifem Zustand den größten Teil der ohnehin schmalen Spreite. Nach der Spitze des Blattes zu vereinigen sich die Seitennerven mit der Mittelrippe, nnd die Sporangien stehen dann direkt über dieser (Fig. 38). Nicht allzu

selten sind Verbreiterungen des Sporophylls (vgl. die Abbildung in Christs „Farnkräutern der Erde"); in solchen Fällen sind dann kleine äußerlich nicht hervortretende Seitennerven vorhanden, die beiderseits von einem Receptaculum begleitet werden, auf dem die Sporangien inseriert sind; auf dem Parenchym stehen auch da die Sporangien nicht.

Die stark zusammengezogenen Sporophylle von Stenosemia aurita erscheinen allseitig mit Sporangien bedeckt; von einer chlorophyllführenden Blattspreite ist nichts zu sehen. Tatsächlich zeigt sich auf Querschnitten, daß die Sporangien sowohl auf der Unter- als auch auf der Oberseite des Blattes stehen, wenn auch auf der letzten weniger zahlreich. Auf noch nicht ganz reifen Sporophyllen läßt sich deutlich die Randscheitelzelle des Blattes zwischen den Sporangien erkennen (Fig. 39 *A* und *B*), wodurch der Beweis geliefert ist, daß es sich nicht um eine Verschiebung der Blattunterseite nach oben handelt, sondern daß in der Tat die Sporangien den Epidermiszellen der Blattoberseite entspringen, ein gewiß nicht häufiger Fall. Es ist nicht richtig, wenn Prantl Stenosemia an Pteris aquilina angliedern will; in den „Vorläufigen Mitteilungen über das Verwandtschaftsverhältnis der Farne" heißt es: „In einer anderen Richtung schließt sich an Pteris aquilina Gymnopteris aurita Keys. (Polybotrya Blume)[1]) an, bei welcher der Blattrand zum Receptaculum wird, ohne daß auf den beiden Seiten Indusiumlappen hervorsprossen." Wie Fig. 39 *A* und *B* zeigen, wird der Blattrand nicht zum Receptaculum, sondern bleibt als solcher erhalten; deutlich ist dies auch zu sehen an den schon oben besprochenen Mittelformen mit randständiger Fruktifikation, wo ebenfalls die Sporangien auf Ober- und Unterseite stehen, die Randscheitelzelle mit einigen ihrer abgegliederten Segmente aber wohl erhalten ist (Fig. 39 *C*). Die oben erwähnte zweite Art von Mittelform bei Stenosemia, wo die Sporangien den der Mittelrippe parallelen Seitenadern folgend nur auf der Unterseite des Blattes stehen, bietet im Querschnitt ein Bild wie Fig. 40. Dasselbe Bild erhielt ich auch von Querschnitten durch eine fertile Fieder von Stenosemia pinnata; von dieser Spezies stand mir nur ein Herbarium-Exemplar zur Verfügung, und so kann ich nicht sagen, ob hier die Sporangien normalerweise auf

Fig. 38. Leptochilus zeylanicus. Querschnitt durch ein fertiles Blatt nahe der Spitze. Vergr. ca. 38 : 1.

1) = Stenosemia aurita.

die Unterseite beschränkt sind, oder ob zufällig eine Zwischenform, analog den von mir bei St. aurita beobachteten, vorlag. Jedenfalls zeigen diese Querschnitte große Übereinstimmung mit denen durch fertile Fiedern von Polybotrya-Arten, besonders von P. articulata. Neben dieses Genus ist Stenosemia ja häufig gestellt worden, so von Fée, Hooker, Diels und Alderwerelt; Mettenius beschreibt sie direkt als Polybotrya. Interessant ist es, den Stand der Sporangien

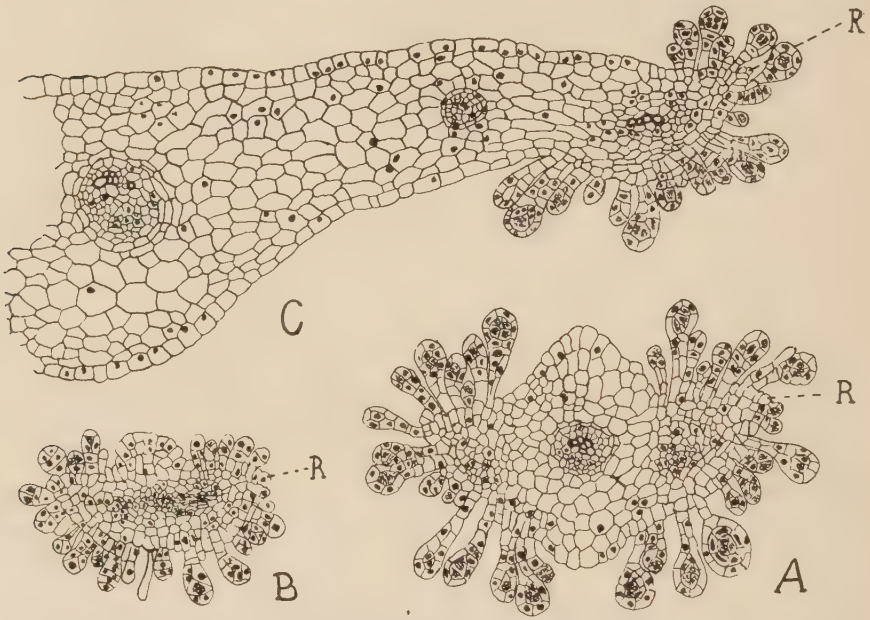

Fig. 39. Stenosemia aurita. *A* Querschnitt durch ein junges normales Sporophyll. *B* Dasselbe, näher an der Spitze. *C* Querschnitt durch die Spreite eines jungen Blattes der Mittelform I. *R* Randscheitelzelle der Blattspreite. Vergr. ca. 77 : 1.

bei den verschiedenen Polybotrya-Arten zu vergleichen. Lebendes, fruktifizierendes Material stand mir leider nicht zur Verfügung, doch untersuchte ich aus dem Münchener Herbarium die Arten P. articulata, P. appendiculata, P. cervina, P. osmundacea, P. scandens. Bei P. appendiculata stehen die Sporangien offensichtlich auf der Unterseite der fertilen Fiedern, und zwar, wie Querschnitte (Fig. 41*A*) zeigen, meistens in der für Leptochilus und Acrostichum aureum beschriebenen Art, unterschiedslos auf Adern und Parenchym; manchmal jedoch sind — zuweilen sogar an derselben Fieder — deutliche Receptacula ausgebildet, wie sie sich bei anderen Polybotryen finden. Es scheint hier innerhalb einer Spezies ein Übergreifen der Sporangien vom Recepta-

culum aus aufs Parenchym stattgefunden zu haben. Bei P. articulata (Fig. 41*B*) stehen die Sporangien auf Rezeptakeln parallel zur Mittelrippe, die vom Blattrand seitlich überragt werden. Bei P. scandens (Fig. 41*C*) stehen die Sporangien auf einem nicht sehr breiten Receptaculum, der Blattrand ist etwas nach oben gerichtet. Bei P. osmundacea

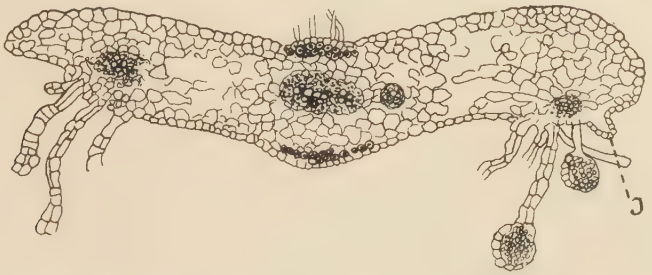

Fig. 40. Stenosemia aurita. Querschnitt durch die Blattspreite der Mittelform II. *J* indusiumartig vorspringende Leiste. Vergr. ca. 55 : 1.

(Fig. 41*D*) ist das Receptaculum viel breiter, hat sich nach außen hin gestreckt und den Blattrand nach oben gedrängt, so daß er nun senkrecht zur Blattfläche steht; die Sporangien stehen auf Ober- und Unterseite des Receptaculums, so daß es makroskopisch den Anschein hat, als ständen sie auf Ober- und Unterseite des Blattes; die genauere Untersuchung läßt den Blattrand erkennen[1]). Bei P. cervina treten ver-

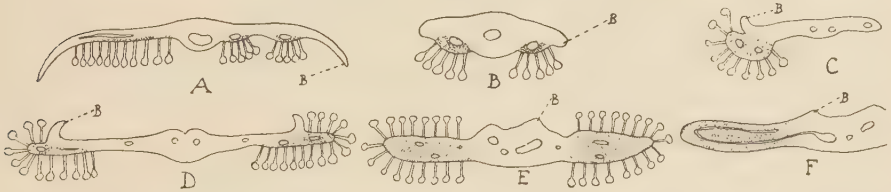

Fig. 41. Schematische Darstellung von Querschnitten durch Sporophylle von Polybotrya-Arten, die Stellung der Sporangien zeigend. *A* P. appendiculata. *B* P. articulata. *C* P. scandens. *D* P. osmundacea. *E* und *F* P. cervina. Punktiert: Receptaculum; *B* Blattrand.

schiedene Sporophylle auf. So sind die von Martius 1817 und 1818 gesammelten Exemplare des Münchener Herbariums nur einfach gefiedert oder die sekundäre Fiederung ist wenigstens nur durch Einbuchtungen angedeutet, während andere später gesammelte Exemplare oft durchaus doppelt gefiedert sind. Ich untersuchte zunächst ein nur

1) Die in den „Natürlichen Pflanzenfamilien“ von Diels nach Mettenius wiedergegebene Abbildung Fig. 103*A* ist nicht P. osmundacea, sondern P. scandens.

einfach gefiedertes Exemplar, das augenscheinlich auf Ober- und Unterfläche dicht mit Sporangien bedeckt war; auf dem Querschnitt fand ich Bilder, wie Fig. 41*E* eines wiedergibt. Auffallend war die verschiedene Beschaffenheit des Zellgewebes; die in Fig. 41*E* schraffierten Partien bestanden aus losen, unregelmäßigen, rundlichen Zellen, während die weiß gelassenen Teile regelmäßige, eng nebeneinanderliegende Zellen aufwiesen. In der Flächenansicht eines durchsichtig gemachten Blattstückes zeigte sich eine eigentümliche Adernversorgung der schraffierten Partien: es bogen nämlich die von der Mittelrippe ausgehenden Seitennerven in dem lockeren Gewebe so um, daß sie eine kurze Strecke senkrecht zur Oberfläche verliefen, um nach abermaligem Umbiegen in die Ebene der Oberfläche zur Mittelrippe zurückzuziehen ohne sie zu erreichen. Da sich die Seitenadern unter einem spitzen Winkel von der Mittelrippe abzweigen, so erscheinen auf dem Querschnitt die beiden schräg getroffenen Schenkel des Seitennerven übereinanderliegend (Fig. 41*E*). Ein in der Richtung der Seitenadern zur Mittelrippe schräg verlaufender Schnitt wird wie Fig. 41*F* aussehen und den Adernverlauf veranschaulichen. Außerdem zeigte das Präparat nur in dem aus regelmäßigen dichten Zellen nahe der Mittelrippe gelegenen Teil Spaltöffnungen, die in den anderen Partien vollständig fehlten. Die Differenzierung der Gewebe, der eigentümliche Adernverlauf, die Verteilung der Spaltöffnungen und vor allem der Vergleich der Querschnitte von P. cervina mit denen von P. osmundacea legten mir den Gedanken nahe, daß ebenso wenig wie bei den übrigen Polybotryen bei P. cervina die Sporangien auf Ober- und Unterseite des Blattes, sondern auf Ober- und Unterseite des Receptaculums stünden; es würde sich also hier um ein enorm vergrößertes Receptaculum handeln, das noch viel weitgehender als bei P. osmundacea den Blattrand verdrängt hätte. P. appendiculata, P. articulata, P. scandens, P. osmundacea und P. cervina bildeten dann eine Reihe, in der sich das Receptaculum auf Kosten der Blattspreite immer mehr vergrößerte, bis sich diese schließlich auf die in Fig. 41*E* weiß gelassenen, längs der Mittelrippe flügelartig herablaufenden Teile beschränkte. Als gestützt sah ich meine Anschauung an, als ich bei Schott die Abbildung eines Querschnittes durch eine fertile Fieder von P. cervina fand, wo die „Blattspreite" noch deutlicher hervortrat als auf meinen Präparaten (Schott nimmt natürlich wie alle Autoren an, daß die Sporangien auf Ober- und Unterseite des Blattes stehen). Bei der Untersuchung der oben erwähnten doppelt gefiederten Sporophylle der jüngeren Exemplare von P. cervina aus dem Münchener Herbarium fand ich freilich auf Querschnitten, daß die Sporangien nur die Mittel-

rippe freiließen — von der „Blattspreite“ war also nichts mehr zu sehen; es ließe sich aber leicht denken, daß die ohnehin schon stark reduzierte Blattspreite die doppelte Fiederung nicht mehr mitgemacht hätte, so daß schließlich nur das allseitig von Sporangien bedeckte Receptaculum übrig bliebe; die flügelartig an der Rhachis der Fiedern I. Ordnung herablaufenden Gewebestreifen machen diese Annahme wahrscheinlich.

Um die ganze hier vorgetragene Hypothese zu beweisen, bedürfte es natürlich noch genauer entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen, für die es mir leider an Material fehlt; die Prüfung erwachsener Blätter ist, wie auch Mettenius[1]) bei Besprechung derselben Frage bemerkt, unzureichend. Ebenso wäre es angebracht, noch weitere Polybotryen zu untersuchen. Auch Fée macht darauf aufmerksam, daß zunächst bei vielen Arten dieses Genus der Anschein erweckt wird, als wären beide Blattflächen fertil, daß es sich aber häufig nur um eine Zusammenrollung handelt, die die Fiedern zylindrisch erscheinen läßt, oder um ein Hinüberneigen der langgestielten Sporangien auf die sterile Oberseite. Fée ist aber der Ansicht, daß bei P. caudata und P. apiifolia die Sporangien auf beiden Seiten stünden; diese Arten konnte ich nicht untersuchen; für Polybotrya cervina, die häufig getrennt als Olfersia beschrieben wird, geben übrigens alle Autoren an, daß beide Blattflächen fertil sind.

Nach obigen Ausführungen bestünde also ein wesentlicher Unterschied zwischen Stenosemia und Polybotrya darin, daß bei der ersten (bei normalen Sporophyllen) die Sporangien auf Ober- und Unterseite stehen, bei der letzten auf Rezeptakeln, die der Unterseite entspringen, beschränkt sind. Dasselbe Unterscheidungsmerkmal gibt auch Diels an; er sagt dann aber von einigen Polybotryen, daß sie Sporangien auf beiden Blattflächen trügen (P. cervina und P. Coenopteris = P. serratifolia). Ein Übergang von Stenosemia zu Polybotrya wäre gegeben durch die Mittelform der ersteren. Wie freilich die Sporangien von der Unterseite auf die Oberseite gelangten mit Überspringung der Blattrandscheitelzelle, das ist eine offene Frage; vielleicht hat die weitgehende Zusammenziehung der Blattspreite, die auf der Unterseite allein nur geringen Raum bot, daran Anteil. Jedenfalls ist zunächst Stenosemia am richtigsten neben Polybotrya zu belassen.

Zusammenfassung.

1. Die „Acrosticheen“ lassen sich ableiten von Formen, bei denen die Sporangien dem Verlauf der Adern folgen.

1) Fil. Horti Lips., pag. 23, Anmerkung.

2. Dies wird bewiesen durch das Studium früher Entwicklungsstadien, wo die Sporangien zuerst über den Adern erscheinen.

3. Ein weiterer Beweis findet sich in den häufig auftretenden Mittelformen, wo die Sporangien ebenfalls dem Verlauf der Adern folgen.

4. Da ein Übergreifen der Sporangien von den Adern auf das Parenchym wiederholt stattgefunden hat, müssen die Acrosticheen aufgelöst und verschiedenen Stellen des Systems zugeteilt werden.

5. Acrostichum aureum steht sowohl in Bezug auf Sporophyt wie Gametophyt ganz isoliert; vielleicht ist es mit Pteris in Beziehung zu bringen.

6. Stenochlaena ist an Blechnum anzuschließen.

7. Die Leptochilen mit geteilter Blattspreite sind von Dryopteris Subgenus Meniscium abzuleiten, die mit ungeteilter Blattspreite wahrscheinlich von Polypodium-Arten.

8. Stenosemia ist zunächst bei Polybotrya zu belassen.

9. Die ergrünten Sporangien bei Stenosemia und Leptochilus cuspidatus zeigen, daß der Stiel des Sporangiums (und vielleicht auch die Wandzellen) dem Gewebe des Blattes angehören.

Die vorliegende Arbeit wurde vom Sommer 1913 bis Sommer 1914 im Botanischen Institut München ausgeführt. Meinem verehrten Lehrer, Herrn Geh.-Rat Prof. Dr. Karl v. Goebel, möchte ich auch an dieser Stelle von Herzen danken für das Interesse, mit dem er meine Arbeit verfolgte, und für die zahlreichen Anregungen die ich durch ihn empfing.

Literatur.

Alderwerelt van Rosenburgh, C. R. W. K. van, Malayan Ferns, 1909.
Bauke, H., Zur Entwicklungsgeschichte der Cyatheaceen. Abhandl. des Heidelberger naturhist.-mediz. Vereins, Neue Serie, Bd. I, Heft 1.
de Bary, A., Vergleichende Anatomie, 1877.
Beddome, R. H., Handbook of the Ferns of British India, 1883.
Bower, F. O., Studies in the Phylogeny of the Filicales, III. Annals of Botany 1913, Vol. XXVII.
Ders., The Origin of a Land Flora, 1908.
Christ, H., Un nouveau genre de Fougères. Revue horticole 1912.
Ders., Die Farnkräuter der Erde, 1897.
Ders., Monographie des Genus Elaphoglossum, 1899.
Ders., Biologische und systematische Bedeutung des Dimorphismus und der Mißbildung bei epiphytischen Farnkräutern, besonders Stenochlaena, 1907.
Christensen, C., On the American Species of Leptochilus. Botanisk Tidskrift 1904, 26. Bind, 2 Hefte.
Ders., Index Filicum, 1906.
Ders., Index Filicum Supplementum (1906—1912), erschienen 1913.
Clarke, A., Review of the Ferns of Northern India, 1880.
Copeland, E. B., The Polypodiaceae of the Philippine Islands. Department of the Interior Bureau of Government Laboratories, 1905.
Diels, Farne in Engler-Prantls „Natürlichen Pflanzenfamilien", 1902.
Dunzinger, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Anatomie der Genera Hemionitis, Gymnogramme und Jamesonia, Dissert. Erlangen 1901.
Fée, A. L. A., Mémoires sur la famille des fougères. Premier Mémoire: Examen des bases adoptées dans la classification des fougères, et en particulier de la nervation, 1844. Deuxième Mémoire: Histoire des Acrostichées, 1844—1845.
Gaudichaud, Voyage autour du Monde (Botanique), 1826.
Giesenhagen, K., Die Farngattung Niphobolus, 1901.
Glück, Die Sporophyll-Metamorphose. Flora 1895, Bd. LXXX.
Goebel, K., Über künstliche Vergrünung der Sporophylle von Onoclea Struthiopteris Hoffm. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1887, Bd. V.
Ders., Hecistopteris, eine verkannte Farngattung. Flora, Bd. LXXXII.
Ders., Loxsoma und das System der Farne. Flora 1913, Bd. CV.
Ders., Über die Jugendzustände der Pflanzen. Flora 1889, Bd. LXXII.
Ders., Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von Gymnogramma leptophylla Desv. Bot. Zeitung 1877, 35. Jahrg.
Gwynne-Vaughan, D. T., Observations on the Anatomy of Solenostelic Ferns: I. Loxsoma. Annals of Botany 1901, Vol. XV. — II. Annals of Botany 1903, Vol. XVII.
Hannig, E., Über die Bedeutung der Periplasmodien. Flora 1911, Bd. CII.
Hooker, Species Filicum, 1864.

Hooker and Baker, Synopsis Filicum, 1883.
Kaulfuß, G. F., Enumeratio Filicum, 1824.
Ders., Botanische Notizen. Flora 1822, 5. Jahrg.
Linné, C., Classes plantarum, 1738.
Ders., Spezies plantarum, editio curante C. L. Willdenow, 1797—1810.
Ders, Philosophia botanica, 1751.
Ders, Amoenitates Academicae, I (1749). Dissertatio de Acrosticho.
Ders., Genera plantarum, 1742.
Ders., Systema Vegetabilium, ed. Sprengel, 1825—1827.
Luerssen, Ch., Über Interzellularverdickungen im parenchymatischen Grundgewebe der Farne. Sitzungsber. d. Naturf.-Gesellsch. Leipzig 1875, 2. Jahrg.
Ders., Über zentrifugales lokales Dickenwachstum innerer Parenchymzellen der Marattiaceen. Bot. Zeitung 1873.
Ders., Filices Graeffeanae. Mitteil. aus der Botanik 1874, Bd. I.
Ders., Die Farnpflanzen in Rabenhorst's Kryptogamenflora, 1889.
Martius, Flora Brasiliensis 1870, Fasc. XLIX.
Mettenius, G., Filices horti botanici Lipsiensis, 1856.
Ders., Über den Bau von Angiopteris. Abhandl. der mathem.-physik. Klasse der Kgl. Sächs. Gesellsch. der Wissensch. 1863, Bd. VI.
Prantl, K., Das System der Farne. Arbeiten aus dem Kgl. Bot. Garten zu Breslau 1892, Bd. I, Heft 1.
Ders., Vorläufige Mitteilungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Farne. Verhandl. der physik.-mediz. Gesellsch. in Würzburg 1875, Bd. VIII.
Presl, Tentamen Pteridographiae, 1836.
Schenk, H., Über die Stäbchen in den Parenchyminterzellularen der Marattiaceen. Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. 1886, Bd. IV.
Schkuhr, Deutschlands kryptogamische Gewächse, 1804.
Schlumberger, Familienmerkmale der Cyatheaceen und Polypodiaceen und die Beziehungen der Gattung Woodsia und verwandter Arten zu beiden Familien. Flora 1911, Bd. CII.
Schott, H., Genera Filicum, 1834.
Strasburger, E., Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen. Pringsheim's Jahrbücher 1866, Bd. V.
Swartz, O., Synopsis Filicum, 1806.
Tansley, A. G., Lectures on the Evolution of the Filicean Vascular System. New Phytologist 1907/08, Vol. VI u. VII.
Thomas, E. N., Some Points in the Anatomy of Acrostichum aureum. New Phytologist 1905, Vol. IV.
Weiss, A., Untersuchungen über die Größen- und Zahlenverhältnisse der Spaltöffnungen. Pringsheim's Jahrbücher 1866, Bd. V.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.

Lebenslauf.

Ich bin geboren am 8. Januar 1889 in Hainichen (Kgr. Sachsen) als Tochter des damaligen Amtsrichters Georg Hans Feine und seiner Frau Luise geb. Schanz. Von Ostern 1895 bis Michaelis 1899 besuchte ich die dortige Bürgerschule, von da an bis Ostern 1904 nach der Versetzung meines Vaters nach Dresden die Töchterschule von Elisabeth Degner in Dresden-Blasewitz. Im Herbst 1908 begann ich mich auf die Reifeprüfung privatim vorzubereiten, die ich im September 1910 am Realgymnasium Dresden-Neustadt ablegte; ich studierte darauf 2 Semester in München, 2 Semester in Berlin, 1 Semester in Wien und schließlich wieder 3 Semester in München. Im März 1912 verheiratete ich mich mit dem Schriftsteller Wolfgang Schumann.

Luise Eva Schumann geb. Feine.